

SÉRIE A - N° Série 1376
N° D'ORDRE
2241

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ad. Friant
M. FRIANT

LICENCIÉ ÈS SCIENCES
DOCTEUR EN MÉDECINE

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA DIFFÉRENCIATION
DES DENTS JUGALES CHEZ LES MAMMIFÈRES.
ESSAI D'UNE THÉORIE DE LA DENTITION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 JAN 1932 devant la Commission d'examen

MM. WINTREBERT. . .	Président.
JACOB.	} Examinateurs.
COMBES.	

MASSON ET C^E, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)
1932

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. FRIANT

LICENCIÉ ÈS SCIENCES
DOCTEUR EN MÉDECINE

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA DIFFÉRENCIATION
DES DENTS JUGALES CHEZ LES MAMMIFÈRES.
ESSAI D'UNE THÉORIE DE LA DENTITION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1932 devant la Commission d'examen

MM. WINTREBERT. . . *Président.*
JACOB. } *Examinateurs.*
COMBES. }

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1932

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	C. MAURAIN, <i>Professeur</i> , Physique du globe.		
<i>Doyen honoraire</i>	M. MOLLIARD.		
	H. LE CHATELIER.		
	H. LEBESGUE.		
<i>Professeurs honoraire</i> ..	A. FERNBACH.		
	A. LEDUC.		
	Emile PICARD.		
	Rémy PERRIER.		
	E. GOURSAT.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.	
	P. JANET.....	Électrotechnique générale.	
	F. WALLERANT.....	Minéralogie.	
	P. PAINLEVÉ.....	Mécanique analytique et mécanique céleste.	
	M. CAULLERY.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	
	Emile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.	
	H. ABRAHAM.....	Physique.	
	M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.	
	E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.	
	Gabriel BERTRAND.....	Chimie biologique.	
	Jean PERRIN.....	Chimie physique.	
	L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.	
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.	
	G. URBAIN.....	Chimie générale.	
	L. MARGHIS.....	Aviation.	
	E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	
	A. COTTON.....	Physique générale.	
	J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.	
	Charles FABRY.....	Physique.	
	R. LESPIEAU.....	Théories chimiques	
	P. PORTIER.....	Physiologie comparée.	
<i>Professeurs</i>	Charles PÉREZ.....	Zoologie.	
	E. BLAISE.....	Chimie organique.	
	P.-A. DANGEARD.....	Botanique.	
	Léon BERTRAND.....	Géologie structurale et géologie appliquée.	
	E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.	
	G. JULIA.....	Calcul différentiel et calcul intégral.	
	Paul MONTEL.....	Mécanique rationnelle.	
	V. AUGER.....	Chimie appliquée.	
	P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.	
	O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.	
	Eugène BLOCH.....	Physique théorique et physique céleste.	
	N.....	Étude des combustibles.	
	L. LUTAUD.....	Géographie physique et géologie dynamique.	
	Henri VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.	
	Ch. JACOB.....	Géologie.	
	P. PASCAL.....	Chimie minérale.	
	E. ESCALANON.....	Astronomie.	
	H. BÉNARD.....	Mécanique expérimentale des fluides.	
	C. MAUGUIN.....	Minéralogie	
	L. BLARINGHEM.....	Botanique.	
	A. GUILLIERMOND.....	Botanique (P. C. N.).	
	A. DENJOY.....	Mathématiques générales.	
	A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).	
	H. BÉGHIN.....	Mécanique physique et expérimentale.	
E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseig ^t P. C. N.).	M ^{me} RAMART-LUCAS.....	Chimie organique.
A. GUILLET.....	Physique.	Foch.....	Mécanique expérimentale des fluides.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. N.).
A. MICHEL-LEVY.....	Pétrographie.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
A. DRREIMS.....	Géologie.	DE BROGLIE.....	Théories physiques.
H. MOUTON.....	Chimie physique.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	FREUNDLER.....	Chimie (P. C. N.).
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.	PRENANT.....	Zoologie.
ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.	P. JOB.....	Chimie générale.
A. DEBIERNE.....	Radioactivité.	CHRETIEN.....	Optique appliquée.
E. DARMOIS.....	Physique.	BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
G. BRUHAT.....	Physique.	N.....	Chimie (P. C. N.).
F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	COMBES.....	Sciences naturelles (P. C. N.).
L. JOLLAUD.....	Paléontologie.	GARNIER.....	Mécanique rationnelle.
M. FRÉCHET.....	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.	PERES.....	Mécanique des Fluides.

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



SOMMAIRE

	Pages.
INTRODUCTION	3
I. — <i>Généralités sur la dentition des Mammifères</i>	8
1 ^o Différentes sortes de dents.....	8
2 ^o Dentitions successives.....	14
3 ^o Formules dentaires.....	16
4 ^o Orientation de la dent.....	17
5 ^o Indications sur le développement de la couronne dentaire..	18
II. — <i>Exposé et critique des théories de la différenciation dentaire chez les Mammifères</i>	20
1 ^o Classification des théories dentaires.....	20
2 ^o Théories phylogéniques (systématiques).....	21
α. Théorie de la Trituberculie.....	21
1) Exposé.....	21
2) Critique	27
β. Théorie de l'Analogie prémolaire	45
1) Exposé.....	45
2) Critique	46
3 ^o Théories explicatives.....	47
α. Addition ou bourgeonnement.....	47
β. Concrecence.....	48
γ. Excitation ou irritation.....	49
III. — <i>L'évolution de la calcification dans les dents jugales des Mammifères placentaires</i> (principalement Ongulés et Rongeurs). ..	51
1 ^o La marche de la calcification des dents jugales de première dentition (molaires déciduales et molaires définitives) considérées en elles-mêmes et comme unités.....	51
1) L'Ours	53
2) Le Porc.....	55
3) Le Cheval.....	56
4) Le Chien.....	57
5) Le Bœuf.....	58
2 ^o La marche de la calcification envisagée dans chaque dent prise en particulier.....	59
PUBLICATIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE.	

	Pages.
α. Les Ongulés.....	60
1) Le Cheval.....	60
a) Ordre de calcification des cuspides.....	62
b) Ordre de réunion des cuspides.....	69
2) Le <i>Rhinoceros</i>	75
β. Les Rongeurs.....	78
1) Généralités.....	78
2) Les Rongeurs à dents jugales bilobées.....	82
a) Les Caviidés (<i>Dolichotis, Cavia</i>) et les Pédétidés (<i>Pedetes</i>).....	82
b) Le <i>Lagostomus</i> (Chinchillidés).....	88
c) Les Léporidés (<i>Lepus, Oryctolagus</i>).....	91
3) Les Rongeurs à dents jugales tubulées.....	97
a) <i>L'Hystrix</i>	98
b) Comparaison avec quelques autres Rongeurs à dents tubulées.....	104
c) Comparaison des dents tubulées des Rongeurs avec les dents de l'Éléphant.....	106
d) Comparaison des Rongeurs à dents tubulées et à dents tuberculées.....	108
IV. — <i>Essai d'une théorie de la dentition</i>	110
1° Point de vue explicatif.....	110
2° Point de vue phylogénique (systématique). Vue d'ensemble sur l'évolution morphologique probable de la dentition jugale mammalienne.....	117

INTRODUCTION

L'origine de l'hétérodontie des Mammifères et de la très grande complexité que, chez certaines formes, quelques-unes de leurs dents arrivent à présenter constitue certainement l'une des questions les plus intéressantes et aussi les plus importantes de l'Anatomie comparée. C'est peut-être aussi l'une de celles qui a fait le plus écrire.

Il n'y a pas lieu d'insister sur le grand intérêt de cette question. Quant à son importance, comme celle de toutes les études d'Anatomie dentaire, elle provient surtout de deux faits, d'une part, celui que les dents, constituées de tissus très résistants, les plus durs du corps, sont souvent les seuls vestiges des formes disparues; c'est dire le grand rôle que la connaissance des dents joue au point de vue de l'établissement des rapports phylogéniques des groupes. D'autre part, il est aussi certain qu'à un point de vue plus général, c'est elle qui, peut-être, nous renseigne le mieux sur l'organisation tout entière d'un animal ⁽¹⁾.

La recherche de l'origine de l'hétérodontie peut s'envisager à deux points de vue qui, d'ailleurs, se pénètrent nécessairement :

1^o Celui de la PHYLOGÉNIE appuyé sur la comparaison des

(1) Voir : CUVIER G. Recherches sur les ossements fossiles, 1812. On connaît le fameux principe de corrélation organique si bien mis en lumière par Cuvier et qu'on a l'habitude d'opposer à l'évolutionnisme, simplement, sans doute, parce que Cuvier fut un adversaire des doctrines de l'évolution. C'est cependant bien à tort : l'évolutionnisme est une théorie causale : les causes s'enchaînant les unes les autres, leurs résultats ne peuvent pas être sans corrélation; il doit donc nécessairement exister pour l'évolutionniste une corrélation morphologique (Voir à ce sujet : R. ANTHONY. De la valeur en tant que théories des théories de l'évolution. *Arch. du Muséum*, 1931; et : Cuvier et la Chaire d'Anatomie comparée du Muséum. *Archives du Muséum*, 1932). Cuvier a eu le grand mérite de voir le caractère nécessaire de cette corrélation, mais n'a pas été jusqu'à vouloir l'expliquer.

formes fossiles et des formes actuelles entre elles et les unes aux autres; c'est le point de vue auquel s'était attaché Cuvier au début du siècle dernier; bien que n'étant pas évolutionniste, son principe de la corrélation le conduisait évidemment à pousser aussi loin que possible les comparaisons à cet égard; il ne pouvait pas rechercher une descendance, mais il lui était au moins permis d'essayer de mettre en lumière les bases d'une parenté idéale; c'est aussi celui qui a fait la préoccupation des paléontologistes modernes, Cope ⁽¹⁾ et Osborn ⁽²⁾ par exemple, pour ne citer que ces deux grands noms, qui, comme on le verra, se sont attachés à faire dériver toutes les molaires et prémolaires mammaliennes d'un type analogue à celui que ces dents réalisent chez les Carnivores.

Le point de vue phylogénique a une valeur incontestable comme moyen de classement des idées, mais il n'en a pas si, partant d'un tel point de vue, on prétend noter des événements qui se sont passés dans la suite des temps, par exemple la descendance réelle d'un animal d'un autre; ceci relève à proprement parler de l'histoire, mais il s'agit, ici, de faits historiques pour la reconstitution desquels on n'a pas et on ne peut pas avoir de témoignage ⁽³⁾, ce terme étant pris dans son sens vrai et rigoureux; les affirmations de la phylogénie ne sont que des hypothèses et les parentés établies ne peuvent jamais être regardées que comme simplement idéales. Bien plus même, et on l'a fait remarquer souvent, ce sont des parentés idéales valables seulement pour un organe ou une série d'organes, mais non point pour l'organisme tout entier.

2° LE POINT DE VUE EXPLICATIF. — Expliquer, c'est essayer de montrer comment les choses se sont faites *possiblement*, et comme notre esprit est ainsi fait que l'explication causale est la seule qui le satisfasse, il va de soi qu'expliquer est rechercher la cause, non réelle, mais possible des phénomènes.

(1) COPE E. D. On the homologies and Origin of the Types of molar Teeth of Mammalia Educabilia. *Journ. Acad. Nat. Sci., Phil.*, 1874.

(2) OSBORN H. F. The upper Triassic Mammals, *Dromatherium* and *Microconodon*. *Proc. Acad. Nat. Sci., Phil.*, déc. 1886.

(3) Voir à ce sujet : ANTHONY R. Le déterminisme et l'adaptation morphologique en Biologie animale. *Arch. de Morph. gén., et expér.*, n° 14, 1922, avant-propos p. 2.

Le point de vue explicatif est certainement d'un intérêt supérieur à celui du précédent; il marque une étape plus avancée de la connaissance. L'envisager conduit non seulement à comparer les formes actuelles et les formes fossiles entre elles et les unes aux autres, mais à tenir le plus grand compte aussi des données de l'embryogénie, ce qui, jusqu'ici, en ce qui concerne la morphologie dentaire, a, sans aucun doute, en dépit des efforts d'Aichel ⁽¹⁾ et de Röse ⁽²⁾, pour ne citer que ceux-là, été par trop négligé.

On s'étonne que ceux qui, se basant sur l'étude de la dentition, se sont surtout attachés à la recherche des parentés (qu'ils les aient envisagées comme réelles ou comme idéales) des groupes mammaliens, n'aient pas essayé de tirer des faits de l'ontogénie un parti meilleur qu'ils n'ont fait. Et l'on s'étonne également que ceux qui ont poursuivi l'explication de la morphologie dentaire par les méthodes embryologiques aient négligé presque complètement de comparer les formes fossiles aux formes actuelles.

A la vérité, les paléontologistes se plaçant au point de vue phylogénique et les embryologistes se plaçant au point de vue explicatif se sont, sauf quelques exceptions, à peu près complètement ignorés jusqu'ici.

Dans l'embryologie dentaire, il y a un processus dont l'étude me paraît susceptible de donner, non seulement sur le mécanisme de constitution des formes dentaires, mais même sur la parenté idéale de ces formes des renseignements capitaux, c'est la marche de la calcification examinée dans chaque dent prise en particulier ⁽³⁾. Je me suis attaché à l'étudier dans les groupes de Mammifères placentaires qui m'ont paru le plus instructifs à cet égard, les Ongulés et les Rongeurs. C'est une étude très difficile à réaliser car il faut pouvoir se procurer des séries complètes d'animaux de tout âge pendant la période de l'évolution dentaire

⁽¹⁾ Voir référence, page 49.

⁽²⁾ Voir référence, page 48.

⁽³⁾ Röse avait déjà ébauché cette étude en ce qui concerne l'Homme; ses résultats semblent d'ailleurs à reprendre et sont certainement à compléter. Voir, notamment, Röse, Ueber die Entwicklung und Formabänderungen der menschlichen Molaren. *Anat. Anz.*, Bd VII, 1892.

qui commence au cours de la vie fœtale pour ne finir qu'à l'adolescence. Je n'aurais pu mener à bien de semblables recherches sans les ressources considérables du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum.

Mais le point de vue explicatif ne saurait sans doute, ici, être épuisé par une étude embryologique de la calcification.

Il faudrait étudier en outre et en détails la morphologie si complexe et le fonctionnement des muscles masticateurs ainsi que de l'articulation temporo-maxillaire, ce sur quoi, en dépit de l'abondance de la littérature, on ne trouve pas de documents d'une utilisation facile. Il faudrait même, dans cet ordre d'idées, faire un ensemble d'expériences dont j'ai déjà essayé de fixer, en vue d'investigations ultérieures, les modes et moyens de réalisation... Je n'ai pas fait, sur ce point, les recherches détaillées qu'il conviendra, sans doute, de faire un jour, que je compte bien poursuivre dans l'avenir, et, auxquelles mes conclusions inciteront peut-être aussi d'autres travailleurs.

Mon but est, ici, tenant compte de la comparaison des formes dentaires, aussi bien chez les types actuels que chez les types fossiles, de même qu'aux différents âges de l'évolution individuelle, d'essayer de montrer par quels mécanismes, et suivant quelles directions, ont pu se différencier, chez les Mammifères, ces dents si compliquées que sont les prémolaires et les molaires. En d'autres termes, j'ai voulu, en me plaçant tout à la fois au point de vue de l'explication causale et à celui de la phylogénie, essayer d'établir une théorie de la différenciation dentaire plus en rapport, me semble-t-il, avec la réalité, qui nécessairement nous échappe, que celle qui, aujourd'hui, rallie le plus de suffrages, c'est-à-dire la théorie dite trituberculaire.

Je me suis efforcé d'être, dans ce travail, aussi bref que possible, désirant que les considérations que je regarde comme les plus importantes ne risquent pas de disparaître sous une trop grande quantité de détails; c'est pourquoi je n'ai utilisé, présentement, parmi les observations que j'ai faites depuis plusieurs années, que celles qui concourent directement au but poursuivi, m'attachant à l'interprétation de la morphologie dentaire des groupes considérés jusqu'ici comme les plus malaisés à comprendre sous ce rapport : les Ongulés et surtout les Rongeurs;

et c'est pourquoi aussi j'ai réduit à ce qui m'était strictement indispensable toute la partie érudition.

Je remercie le Professeur R. Anthony d'avoir bien voulu me diriger dans mes recherches qu'il considérait comme particulièrement compliquées et difficiles et d'avoir mis à ma complète disposition, avec son expérience, les immenses ressources de son laboratoire.

Mes remerciements vont aussi au Docteur Herpin qui n'a jamais cessé de s'intéresser à mes efforts.

Je ne saurais oublier MM. Wacquet et Creyx, et, aussi, M. Devove dont l'aide matérielle m'a été précieuse et qui ne me l'ont pas ménagée.

1. — GÉNÉRALITÉS SUR LA DENTITION DES MAMMIFÈRES.

En ce qui concerne la morphologie des dents, nous supposons connues toutes les notions relatives à la constitution élémentaire et sur lesquelles nous n'insisterons pas, non plus, d'ailleurs, que sur la nomenclature des parties que l'on distingue dans toute dent.

1^o Différentes sortes de dents.

En se plaçant à un point de vue fonctionnel très général, on peut, dans la dentition de tout Mammifère placentaire adulte ⁽¹⁾ [abstraction faite des formes à dents simples et isodontes, comme les Cétacés et de nombreux Édentés (Xenarthres) et qui toutes, semblent bien l'être devenues secondairement], constater qu'il existe plusieurs sortes de dents. En allant de l'avant vers l'arrière, on distingue, pour chaque héli-mâchoire :

1^o Des dents courtes et aplaties dans le sens antéro-postérieur, à bord libre tranchant, disposition évidemment en rapport avec la préhension et la rétention de la nourriture : nous les appellerons les *dents préhensives*.

2^o Une dent généralement plus volumineuse que les précédentes, conique, longue et pointue, indiquant par sa forme une fonction de lacération : *dent lacératrice*.

3^o Des dents grosses, courtes et larges de couronne (au moins

(1) Nous laissons de côté les Marsupiaux qui, au point de vue particulier envisagé, entrent, d'ailleurs, dans le cadre général. Les Marsupiaux ne sont pas, comme on le croit souvent, des formes primitives; on a constaté chez presque tous la présence d'une dentition de lait rudimentaire. D'autre part, J. P. HILL (Contributions to the embryology of the Marsupiala. *Quart. Journ. Micr. Sc.* 1899) a montré aussi que beaucoup d'entre eux possédaient un vestige de placenta. Les Marsupiaux seraient donc plutôt des formes régressées que des formes primitives; leur origine à tous serait arboricole (DOLLO. Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? *Miscellanées biologiques*, 1899; R. ANTHONY, Adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. *Ann. Sc. nat.*, 1912), cet arboricolisme primitif étant notamment indiqué par la prédominance à l'extrémité postérieure du quatrième rayon.

dans tous les cas où elles n'ont pas subi de modification secondaire) dont les fonctions sont *masticatrices*.

Chez l'Ours, par exemple, cette différenciation est extrêmement nette (voir fig. 1).

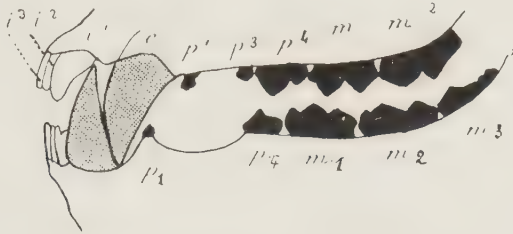


Fig. 1. — *Ursus arctos* L., n° 1905-218. (Ce numéro et tous les numéros semblables renvoient au registre d'entrée des Collections de recherches du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum). — G. N. $\times 1/2$.

Dentition. D'avant en arrière :

- en blanc : dents préhensives, incisives;
 - en grisé : dents lacératrices, canines;
 - en noir : dents masticatrices, prémolaires et molaires.
- A la mâchoire supérieure, au lieu de m lire m'.

On a donné à ces divers types fonctionnels de dents des noms particuliers rappelant leur fonction originelle : les premières sont les *incisives*; les deuxièmes, les *canines*, les troisièmes, les *prémolaires* et les *molaires*.

Il faut noter que les dents préhensives (incisives) et lacératrices (canines) sont, comme il est naturel, situées dans la partie libre de la bouche, les dents masticatrices (prémolaires et molaires) sont, au contraire, dans la partie jugale, c'est-à-dire dans la partie fermée par la paroi de la joue ⁽¹⁾.

Ces dénominations d'*incisives*, *canines*, *prémolaires* et *molaires* étant tout aussi fonctionnelles que celles de dents *préhensives*, *lacératrices* et *masticatrices*, devraient évidemment, pour ce motif, être rejetées d'une nomenclature d'anatomie systématique, si elles n'avaient passé dans le langage courant, ce qui rend très

⁽¹⁾ Certains Mammifères, les Cercopithèques et les Macaques parmi les Primates, le Hamster (*Cricetus*) parmi les Rongeurs, possèdent, comme l'on sait, des cavités jugales se prolongeant en une sorte de sac (abajoue) où l'animal emmagasine ses provisions. Au moment des repas, il lui suffit de faire passer la nourriture de l'abajoue sur les dents masticatrices situées à proximité. Les abajoues du Hamster prolongent très loin dans la région dorsale.

difficile de vouloir les remplacer par autre chose. En obéissant à la nécessité de les conserver, on doit se demander comment il est possible de définir une dent sans tenir compte du point de vue fonctionnel. C'est, évidemment, en considérant seulement la place qu'elle occupe par rapport aux autres parties anatomiques et non la forme qu'elle a en rapport avec la fonction qu'elle remplit. Il existe, en effet, de telles différences dans le rôle que joue une dent donnée que, tout en restant originellement ce que nous appelons une incisive ou une canine, par exemple, elle peut avoir perdu tout à fait la fonction de cette dent et la forme particulière qui en dérive.

Nous croyons pouvoir ainsi définir, avec R. Anthony ⁽¹⁾, les diverses dents mammaliennes :

INCISIVES (I). — Les incisives supérieures, au nombre de 1, 2 ou 3 par héli-mâchoire, suivant les espèces, se définissent, comme on l'admet depuis longtemps, par le fait qu'elles dépendent de l'inter-maxillaire ou prémaxillaire, toutes les autres dents supérieures étant implantées sur le maxillaire supérieur. Cette définition des incisives supérieures est le point dont il faut partir.

Les incisives inférieures, au nombre de 1, 2 ou 3, suivant les espèces, sont naturellement les dents qui s'articulent avec les incisives supérieures.

CANINES (C). — La canine supérieure est la première dent située sur le maxillaire supérieur immédiatement après la suture intermaxillo-maxillaire, souvent presque au contact de cette dernière, et, quelquefois même, empiétant légèrement sur elle.

La canine inférieure est la dent qui passe immédiatement en avant de la supérieure quand les mâchoires sont rapprochées; et ceci se voit d'autant mieux que les canines sont plus développées.

Cette observation a une très grande importance, ainsi qu'on le verra plus loin.

Les canines sont toujours uniques.

⁽¹⁾ Voir ANTHONY R. : Recherches anatomiques sur les Bradypes arboricoles. *Ann. d. Sc. Nat., Zool.*, 1911.

DENTS JUGALES. — Les autres dents peuvent être appelées dans leur ensemble :

Mâchelières, terme ancien, tombé en désuétude;

Post-canines, terme juste, mais qui peut paraître inapproprié dans les cas où les canines sont absentes;

Cheek-teeth (en anglais);

Dents jugales qui me paraît le terme de beaucoup préférable, que je crois être ici employé pour la première fois et que j'ai placé dans le titre même de ce travail; c'est la traduction littérale du terme anglais *cheek-teeth*. En l'employant, on réservera aux incisives et aux canines le terme de *dents labiales*.

Les dents jugales comprennent :

1^o *Prémolaires* (P.). — Les plus antérieures, au nombre de 1, 2, 3 ou 4, suivant les espèces, qui, ainsi que les incisives et les canines, succèdent à des dents d'une première dentition.

2^o *Molaires* (M.). — Les plus postérieures, généralement au nombre de 3, et dont le caractère est de ne se remplacer jamais.

On remarquera que ces définitions ne tiennent aucun compte de la forme ni de la fonction qui la commande, mais seulement de la place occupée, et, il doit en être ainsi. La forme des dents n'a rien, en effet, de caractéristique : souvent, par exemple, c'est



Fig. 2. — *Chelæpus didactylus* L., n^o 1876-723. Crâne. — G. N. $\times 1/2$.

D'avant en arrière :

en grisé : canine;

en noir : prémolaires et molaires.

une dent placée sur l'intermaxillaire (incisive) ou une dent jugale très antérieure (prémolaire) qui prend la forme acuminée caractéristique de la canine des Carnassiers. Quelques exemples sont ici nécessaires.

On comprendra, sans qu'il soit besoin d'y insister, combien il était important de pouvoir parvenir à définir chaque dent prise



Fig. 4. — *Bos taurus* L., n° 1930-36. — G. N. $\times 1/2$.

Partie antérieure de la mandibule, face buccale.

En blanc : incisives;

En grisé : canines.

en particulier, en tenant compte seulement de son caractère le plus fondamental, c'est-à-dire de celui dont on constate l'exis-



Fig. 5. — *Lemur calla* L., n° 1930-394. — G. N. $\times 2$.

Partie antérieure de la mandibule, face buccale.

En blanc : incisives (i_1-i_3);

En grisé : canines (c.);

En noir : prémolaires (P_1-P_3).

On sait que les Primates n'ont que deux paires d'incisives, aussi bien en haut qu'en bas. P. Teilhard de Chardin a cependant signalé, chez l'*Omomys* d'Orsmaël (Belgique), la présence de 3 incisives inférieures.

tence dans l'ensemble des Mammifères et indépendamment de la forme qu'elle peut présenter dans les divers groupes, quelle que soit, d'ailleurs, la signification que l'on donne à cette forme.

Quand on nomme systématiquement une dent *canine* parce

qu'elle est longue et acérée, ou *incisive* parce qu'elle est courte et plate, on aboutit nécessairement à une confusion à laquelle on échappe, au contraire, avec le système de définitions qui vient d'être indiqué ⁽¹⁾.

2^e Dentitions successives.

Toutes les dents, les molaires définitives exceptées, sont, en principe, précédées d'autres dents auxquelles elles se substituent.

On admet la succession possible de quatre dentitions :

Dentition *prélactéale*.

— *lactéale*.

— *permanente* (celle dont il a seulement été question jusqu'ici).

— *post-permanente*.

La dentition prélactéale et la dentition post-permanente ne sont jamais constituées que de vestiges le plus souvent discutables ⁽²⁾.

⁽¹⁾ La nécessité d'éliminer les définitions fonctionnelles s'impose d'ailleurs partout en anatomie. Mais en ce qui concerne certains organes, les muscles en particulier, la question est infiniment plus difficile à résoudre que pour les dents. Toute étude de la myologie serait impossible à réaliser si l'on ne s'était attaché à donner aux muscles des noms en rapport avec la situation qu'ils occupent et non avec leurs attaches qui varient suivant les différents groupes de Mammifères et leurs diverses adaptations (Voir à ce sujet : LESBRE F. X., Essai de Myologie comparée de l'Homme et des Mammifères domestiques. *Bull. Soc. Anthropol. de Lyon*, 1897, et aussi ANTHONY R., Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. *Th. Doct. en Méd.*, Paris, 1898). Par exemple, le *petit pectoral* de l'Homme ne doit pas être appelé ainsi, car, chez certains animaux, il est le plus gros des pectoraux. Peut-on le nommer d'après ses points d'insertions, *sterno-trochinien*? Pas davantage, car, si, chez beaucoup de Mammifères, cette dénomination est exacte, chez l'Homme elle ne l'est point, le petit pectoral ne s'insérant pas sur le trochin, mais sur l'apophyse coracoïde de l'omoplate. Donc, ni le volume relatif, ni les points d'insertion du muscle qui vient d'être pris comme exemple ne constituent pour lui un caractère fondamental; c'est la situation seule des deux pectoraux, l'un par rapport à l'autre, qui doit servir à les définir. Et l'on nommera l'un *Pectoral superficiel*, l'autre *Pectoral profond* [sterno-trochinien des Mammifères quadrupèdes où il est le plus développé; petit pectoral de l'Homme où, au contraire, c'est le pectoral superficiel (grand pectoral) qui est le plus volumineux]. (Voir aussi à ce sujet His. *Nomina anatomica* et Congrès de Berne).

⁽²⁾ Cependant ANTHONY R. [Vestiges de deux remplacements successifs de la troisième molaire de lait chez l'Éléphant d'Asie (*Elephas indicus* Cuv.). *Proc. Zool.*

Les deux dentitions successives : lactéale et permanente, peuvent, comme on le sait, l'une ou l'autre, ou l'une et l'autre, se réduire, dans certains cas, jusqu'à complètement disparaître.

a) La dentition lactéale, de lait, déciduale, transitoire, temporaire, comprend : les incisives, les canines, les molaires, dites de lait.

b) La dentition permanente, définitive, de l'adulte, comprend :

1^o Les dents qui ont remplacé les dents déciduales et qui sont semblables à leurs prédécesseurs, sauf en ce qui concerne les dents de remplacement des molaires transitoires, qui ont d'habitude une tout autre forme, généralement plus simple, et qu'on appelle prémolaires.

2^o D'autres dents garnissant la partie postérieure de la mâchoire : ce sont les vraies molaires (grosses molaires ou arrière-molaires), qui ne subissent jamais de remplacement.

Il faut noter, cependant, qu'on tend à admettre ⁽¹⁾, et bien qu'il soit, à la vérité, très difficile de se prononcer de manière catégorique, que les vraies molaires de l'adulte appartiennent à la même série dentaire que la dentition de lait, la dentition permanente ayant subi une régression de ses éléments dans la région de ces molaires. Les deux dentitions pourraient alors se formuler ainsi :

Première dentition. — Incisives temporaires (I. t.) + Canines temporaires (C. t.) + Molaires temporaires (M. t.) + Molaires (M.).

Deuxième dentition. — Incisives permanentes (I.) + Canines permanentes (C.) + Prémolaires (P.).

ou en abrégé :

Première dentition. — I. t. + C. t. + M. t. + M.

Deuxième dentition. — I. + C. + P.

Pour être rigoureusement correct, il faudrait, lorsque l'on parle de dentition temporaire, déciduale ou de lait, et de dentition

Soc. of London, 1931] a décrit, chez un Éléphant un vestige très probable de dentition post-permanente. Il s'agit de trois ébauches dentaires calcifiées correspondant à une lame isolée de troisième molaire supérieure de lait emboîtées les unes dans les autres comme cela se voit chez beaucoup de Reptiles, notamment chez les Crocodiliens. L'auteur a interprété ces ébauches comme pouvant répondre la plus extérieure à la 3^e molaire de lait, la seconde, à la prémolaire devant la remplacer et la troisième, l'intérieure, à un élément de la dentition post-permanente.

⁽¹⁾ Par exemple WEBER M. *Die Säugetiere*, Iéna, 1928 et aussi ANTHONY R. dans ses leçons et diverses publications.

définitive, permanente ou de l'adulte, et non pas de première ou de deuxième dentition, écrire les formules comme il suit :

Dentition temporaire ou de lait. — I. t. + C. t. + M. t.

Dentition permanente ou définitive. — I. + C. + P. + M.

Il n'était peut-être pas inutile de préciser ces deux séries de formules qui, comme on le voit, ne sont pas superposables, lorsque l'on admet que les vraies molaires sont des éléments de la première dentition.

C'est ici le moment de prévenir le lecteur que ce travail ne portera, en principe, que sur les dents jugales de première dentition, c'est-à-dire les molaires déciduales et les molaires définitives. Les prémolaires, dents généralement plus simples (sauf chez les Rongeurs et les Ongulés les plus évolués comme les Périssodactyles et les Ruminants où elles sont du même type que les molaires déciduales qu'elles remplacent), serviront seulement, et à l'occasion, de terme de comparaison.

3° Formules dentaires.

La dentition d'un Mammifère s'exprime, ordinairement, par une formule dentaire qui ne tient compte que d'un côté de la bouche.

Cette formule peut être simplement QUANTITATIVE, indiquant seulement le nombre de chaque espèce de dents. Chez l'*Hapale*, par exemple, cas choisi, parmi les Primates, en raison du nombre particulier de ses prémolaires et de ses molaires, cette formule est, pour la dentition permanente, la suivante :

$$I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} P \frac{3}{3} M \frac{2}{2}.$$

Elle peut être QUALITATIVE ⁽¹⁾, indiquant la signification de

(1) Dans la formule qualitative le numéro qui désigne chaque dent est en haut de la lettre et peut, pour plus de précision, être souligné d'un trait horizontal s'il s'agit d'une dent supérieure, en bas de la lettre et surmonté d'un trait horizontal s'il s'agit d'une dent inférieure. On sait que Ritsche représente les dents de lait par des chiffres arabes et les dents permanentes par des chiffres romains. Cette notation est intéressante en elle-même, mais j'ai cru préférable de ne pas l'utiliser en raison des complications typographiques qu'elle entraîne et des erreurs faciles auxquelles elle peut prêter.

chaque dent établie selon les données de l'Odontologie comparée des Mammifères. C'est ainsi qu'en ce qui concerne la dentition définitive, la formule primitive des Mammifères placentaires généralement admise est :

$$\frac{I_1 I_2 I_3}{I_1 I_2 I_3} + \frac{C}{C} + \frac{P_1 P_2 P_3 P_4}{P_1 P_2 P_3 P_4} + \frac{M_1 M_2 M_3}{M_1 M_2 M_3};$$

et celle de l'*Hapale* :

$$\frac{I_1 I_2}{I_1 I_2} + \frac{C}{C} + \frac{P_2 P_3 P_4}{P_2 P_3 P_4} + \frac{M_1 M_2}{M_1 M_2};$$

Cette formule indique la disparition, au niveau de l'une et l'autre mâchoires, de I3, de P1 et de M3, dents qu'on admet, ainsi, avoir existé chez la forme dont dériverait l'*Hapale*.

La formule COMBINÉE de l'*Hapale*, qualitative pour l'une et l'autre dentition, est :

Première dentition, en haut .	$I_1 I_2 + C + M_1 M_2 M_3;$
Adulte.....	$\frac{I_1 I_2}{I_1 I_2} + \frac{C}{C} + \frac{P_2 P_3 P_4}{P_2 P_3 P_4} + \frac{M_1 M_2}{M_1 M_2};$
Première dentition, en bas..	$I_1 I_2 + C + M_1 M_2 M_3.$

4° Orientation de la dent.

Pour orienter une dent, nous nous conformerons aux usages de l'anatomie humaine et nous emploierons les termes suivants :

Face (ou extrémité)*coronaire* (ou triturante, lorsqu'il s'agit de dents jugales).

Face (ou extrémité) *radicale*.

Face *proximale*, mésiale, ou antérieure (quand il s'agit d'une dent jugale).

Face *distale*, ou postérieure (quand il s'agit d'une dent jugale).

Face *vestibulaire* ou externe que l'on nomme aussi, pour les incisives et la canine, face labiale.... pour les prémolaires et les molaires, face jugale.

Face *linguale* ou interne que l'on appelle aussi, au niveau de la mâchoire supérieure, face palatine.

5° Indications sur le développement de la couronne dentaire.

Nous terminerons l'exposé de ces notions générales par quelques mots relatifs au mode de développement de la couronne dentaire.

Ce qui, au point de vue de la morphologie dentaire, est caractéristique, c'est la forme des cuspides et leur disposition sur la couronne.

Certaines dents, comme la canine, n'ont qu'une cuspide; d'autres, au contraire (dents jugales), en ont, d'habitude, un très grand nombre.

La cuspide est ce par quoi commence toute dent⁽¹⁾ : c'est un centre de calcification analogue au centre d'ossification de la

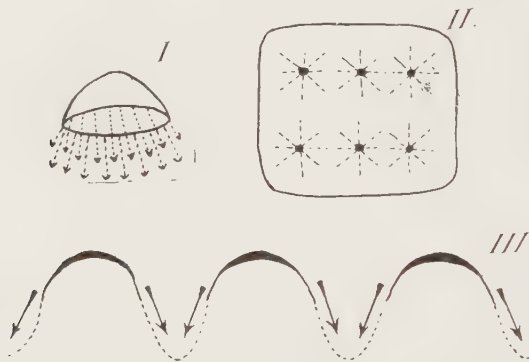


Fig. 6. — Schéma destiné à expliquer la formation, l'accroissement et la réunion des cuspides.

I. Une cuspide en voie d'accroissement (en perspective); les flèches indiquent les directions suivant lesquelles elle s'accroît. — II. Face triturante d'une molaire dont les cuspides se calcifient du centre à la périphérie. — III. Coupe longitudinale d'une série de cuspides en voie d'accroissement et de réunion. En même temps qu'elles s'accroissent du centre à la périphérie, les cuspides augmentent d'épaisseur dans leur région apicale.

lame pariétale dans le crâne humain, par exemple. Elle se développe du centre à la périphérie en affectant la forme d'un cône plus ou moins surbaissé (voir fig. 6). Et les cuspides se

(¹) Envisagée en tant qu'élément calcifié.

réunissent par leur base constituant la couronne, la racine ne se développant que plus tard. *C'est le mode de réunion des cuspidés ainsi que l'ordre suivant lequel se fait cette réunion qui, au point de vue auquel nous nous plaçons, nous paraît surtout à retenir.*

On sait que, chez certains Mammifères, les dents jugales s'abrasent de très bonne heure et que cette condition est en rapport avec le fait qu'elles sont à croissance continue, c'est-à-dire à pulpe persistante. Une dent jugale à croissance limitée ne s'abrase que dans l'extrême vieillesse ou même ne s'abrase jamais.

Toute dent normalement abrasée telle que la molaire du Cheval, des Ruminants ou de certains Rongeurs (comme l'*Hystrix* ou le *Castor*), *a toujours débuté par une couronne couverte de cuspidés* ; c'est une règle qui ne comporte aucune exception. Les Caviidés dont le cas a souvent été discuté et dont j'ai repris l'étude, sont hautement instructifs à cet égard. Certains auteurs : Rémy Saint-Loup pour le *Dolichotis* ⁽¹⁾ et Marett Tims ne ce qui concerne le *Cavia* ⁽²⁾ ont cru à la possibilité de dents présentant l'aspect abrasé à l'intérieur de l'alvéole, c'est-à-dire avant même leur éruption. Mais, ainsi que je l'établirai plus loin ⁽³⁾, le *Dolichotis* et le *Cavia* ont toutes leurs dents jugales cuspidées à l'origine.

⁽¹⁾ SAINT-LOUP (M. Rémy). Le *Dolichotis patagonica*. *Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 1898.

⁽²⁾ TIMS (H. W. Marett). Tooth genesis in the Caviidæ. *Journ. Linn. Soc., Zool.*, London, 1901.

⁽³⁾ Voir page 85 et suivantes.

II. — EXPOSE ET CRITIQUE DES THEORIES DE LA DIFFÉRENCIATION DENTAIRE CHEZ LES MAMMIFÈRES

1^o Classification des théories dentaires.

Il existe de nombreuses théories de la différenciation dentaire chez les Mammifères. On peut les répartir en deux groupes en tenant compte des deux points de vue que nous avons exposés dans notre introduction.

I. Celles qui visent à établir les stades de différenciation de la morphologie dentaire et à montrer comment les formes les plus éloignées se lient les unes aux autres. Ces théories tendent naturellement à créer une nomenclature : telles sont la théorie dite Trituberculaire et celle de l'Analogie prémolaire.

Si on se plaçait à un point de vue général, on pourrait désigner ces théories sous le nom de systématiques en donnant à ce terme son sens le plus étendu et non point, cela va de soi, le sens restreint dans lequel l'emploient, d'ordinaire, les naturalistes. Mais, comme nous sommes ici dans le champ de la biologie, nous les appellerons phylogéniques, en prévenant toutefois le lecteur que nous ne considérons nullement, ainsi que nous l'avons fait entendre plus haut, qu'elles peuvent avoir la prétention d'aboutir à exposer des dérivations réelles et des parentés effectives. Leur seule signification est de montrer comment les choses ont pu se passer en faisant ressortir les liaisons idéales.

II. Celles qui, ayant plus d'ambition, cherchent à montrer comment et par quel mécanisme les dents ont pu se différencier, se compliquant ou se simplifiant. Ces théories méritent, évidemment,

d'être appelées explicatives. On comprendra, sans qu'il soit besoin d'y insister, la différence de ces deux points de vue.

A la vérité, aucune théorie dentaire n'a jamais été établie en se plaçant exclusivement au point de vue systématique ou au point de vue explicatif. Suivant la tournure de l'esprit de l'auteur, l'un des points de vue joue le rôle principal et l'autre le rôle accessoire. Les théories dentaires émises par les paléontologistes sont, comme nous l'avons dit, surtout systématiques, phylogéniques; celles construites par les anatomistes et les embryologistes, surtout explicatives.

2° Théories phylogéniques (systématiques).

α. — THÉORIE DE LA TRITUBERCULIE

I. — EXPOSÉ

La plus connue et la plus répandue, certainement aussi la plus minutieusement travaillée, faisant état de la plus large documentation, sans doute la mieux conduite et la plus complète des théories dentaires systématiques, est la théorie de la *Trituberculie*. Elle est, aujourd'hui, à peu près universellement adoptée par les paléontologistes, soit intégralement, soit avec des variantes; et s'il n'en est pas fait plus souvent état dans les ouvrages de zoologie, c'est que la morphologie dentaire a été beaucoup moins étudiée dans ses détails chez les Mammifères actuels que chez les Mammifères fossiles et que les zoologistes se sont beaucoup moins préoccupés que les paléontologistes, du point de vue phylogénique en anatomie dentaire ⁽¹⁾.

Exposée pour la première fois par Cope en 1874 ⁽²⁾, elle a acquis rapidement une grande célébrité; c'est à elle que se rattachent les vues d'Osborn qui s'est particulièrement attaché à la développer et à l'imposer à peu près partout, d'Earle, d'Allen, en Amérique. En Europe, elle a trouvé aussi des adhérents d'une grande autorité, Zittel et Rutimeyer, par exemple.

⁽¹⁾ Il convient de citer parmi les exceptions l'intéressant travail de SERGE FRECH-KOP. Notes sur les Mammifères. De la forme des Molaires chez les Insectivores. *Bull. du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*. T. VIII, n° 6, février 1932.

⁽²⁾ COPE E. D. *Loco citato*; voir page 4.

Osborn ⁽¹⁾ réduit la théorie de la Trituberculie à quatre principes fondamentaux que je vais énumérer et développer d'après lui.

PREMIER PRINCIPE. — *Le type trituberculaire est le type ancestral de la plupart des principaux types de molaires, sinon de tous.*

Les molaires des fossiles les plus anciens présentent, en effet, trois tubercules principaux disposés en triangle, aussi bien au maxillaire supérieur qu'au maxillaire inférieur.

Dans l'ensemble des Mammifères on peut distinguer :

a. Ceux dont la forme ancestrale est nettement trituberculaire : les Insectivores, les Carnivores, les Primates et les Ongulés, par exemple ;

b. Ceux dont quelques représentants semblent provenir d'une forme à dents trituberculaires, bien que la ligne de leur descendance ne soit pas encore bien connue (Rongeurs, *Hyrax* ⁽²⁾, Proboscidiens, Siréniens) ;

c. Ceux pour lesquels il faut raisonner par analogie, n'ayant aucune indication précise sur l'origine de leurs molaires et prémolaires (Multituberculés, Cétacés, Pinnipèdes).

DEUXIÈME PRINCIPE. — *Le type trituberculaire (ci-dessus défini) provient d'un cône unique auquel se sont ajoutés des denticules latéraux.*

Le type trituberculaire, qui a évolué durant l'époque secondaire, provient d'un type reptilien ancestral présentant une seule cuspidé (dent haplodonte) à laquelle se sont ajoutées, par la suite, des cuspidés latérales, antérieure et postérieure.

D'abord sur la même ligne ⁽³⁾, les trois cuspidés se seraient ensuite disposées en triangle.

⁽¹⁾ OSBORN, H. F., *Evolution of mammalian molar Teeth*, New-York, 1907.

⁽²⁾ Nous verrons plus loin que l'*Hyrax* est un Ongulé périssodactyle des micux caractérisés.

⁽³⁾ En France, on donne quelquefois le nom de dent *tricuspidé* à cette forme de dent à trois pointes situées sur une même ligne droite mésio-distale, le terme de *trituberculaire* étant réservé aux dents jugales (molaires et prémolaires) à trois tubercules disposés en triangle. La dent tricuspidé est généralement à cônes élancés et aigus, la dent trituberculaire à cônes plus courts, plus élargis à la base et plus mousses : Osborn n'établit pas cette distinction.

TROISIÈME PRINCIPE. — *Les cuspides secondaires se produisent par addition.*

Il s'agit là d'un processus analogue au bourgeonnement que l'on observe pour d'autres tissus et non pas de la conrescence de plusieurs cônes primitifs.

QUATRIÈME PRINCIPE. — *Au niveau des molaires inférieures, le cône primilif est externe et les deux denticules internes, tandis qu'au niveau des molaires supérieures on observe une disposition inverse : le cône primilif est interne et les deux denticules externes.*

Les triangles supérieur et inférieur sont donc renversés.

D'après Osborn, la dent trituberculaire telle qu'elle est définie au premier principe, est caractéristique des Mammifères. Elle se déduit du type tricuspide plus haut cité (deuxième principe, voir note 3) par rotation de la cuspe primitive qui

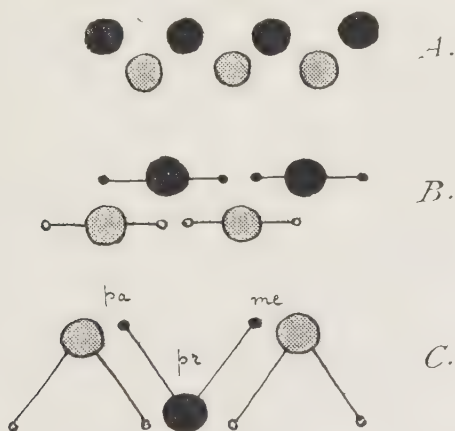


Fig. 7. — Schéma classique destiné à faire comprendre la THÉORIE DE LA TRITUBERCULIE.

Les dents de la mâchoire supérieure sont en noir, celles de la mâchoire inférieure en grisé.

A. Stade haplodonte; — B. Stade tricuspide; — C. Stade trituberculaire (le tubercule médian passe du côté interne (lingual ou palatin) en haut; du côté externe (vestibulaire) en bas.

se déplace et se trouve située en dedans, du côté palatin, pour les molaires supérieures, en dehors, du côté vestibulaire, pour les molaires inférieures (voir fig. 7).

Toutes les molaires mammaliennes se déduisent directement du type trituberculaire.

En résumé, d'après la théorie de la Trituberculie, les dents jugales mammaliennes (molaires et prémolaires) dérivent d'une dent d'abord simple (haplodonte), à laquelle se sont ajoutés deux denticules latéraux, les trois tubercules étant primitivement situés sur une même ligne droite mésio distale (dent tricuspidée ou triconodonte). Par la suite, la cuspidée primitive

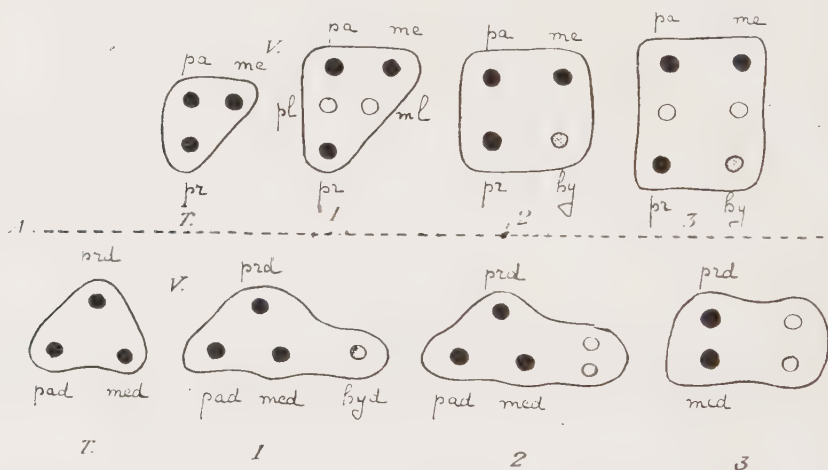


Fig. 8. — Schéma destiné à rendre compte de la NOMENCLATURE de Cope et Osborn.

MOLAIRES SUPÉRIEURES (en haut de la figure).

pa = paracône; — pr = protocône; — me = metacône; — pl = protoconule; — ml = metaconule; — hy = hypocône.

T. type trituberculaire : *Miocænus* (Créodonte du Paléocène de Puerco); — 1. type quinetuberculaire : *Tarsius*; — 2. type quadrituberculaire : *Cervus*; — 3. type sextuberculaire : *Pachynolophus* (Périssodactyle de l'Éocène).

MOLAIRES INFÉRIEURES (en bas de la figure).

pad = paraconide; — prd = protoconide; med = metaconide; — hyd = hypoconide, talon se divisant dans 2 et 3 en hypoconide secondaire et en entoconide.

T. type trituberculaire : *Spalacotherium*; — 1. type tuberculo-sectorial : *Viverra*; — 2. type quinetuberculaire : *Lupus*; — 3. type quadrituberculaire : *Cervus*.

Le triangle primitif est indiqué en noir. — L'hypocône (en haut) et l'hypoconide (en bas) sont en grisé. — Les tubercules supplémentaires de second degré (protoconule et metaconule en haut, entoconide et hypoconide secondaire en bas) sont en blanc. — A. côté antérieur. — V. face vestibulaire.

se déplaçant en dedans, du côté palatin, pour le maxillaire supérieur, et en dehors, du côté vestibulaire, pour le maxillaire inférieur, les trois tubercules se trouvent être disposés en triangle (type trituberculaire).

Le type trituberculaire que l'on trouve chez les Carnassiers, se conserve rarement : il subit des modifications plus ou moins profondes par l'apparition de tubercules nouveaux se produisant d'avant en arrière pour les molaires inférieures, de l'extérieur vers l'intérieur pour les molaires supérieures. Il s'en suit que les molaires inférieures se développent dans le sens longitudinal, tandis que les supérieures le font dans le sens transversal.

De cette théorie résulte une nomenclature rendant compte de l'évolution supposée des molaires dans les divers groupes de Mammifères. Nous allons l'exposer pour mémoire, au moins dans ses grandes lignes.

Exposé de la nomenclature (voir fig. 8).

Osborn donne le nom de *triangle primitif* à l'ensemble des trois cuspidés (ou tubercules) ci-dessus indiqués.

Molaires inférieures ⁽¹⁾.

Au niveau des molaires inférieures, les trois tubercules primitifs sont situés :

l'un en avant, du côté interne (*pad*), (*paraconide*);

les deux autres en arrière :

l'un d'eux (*med*) (*metaconide*) se place juste en arrière de *pad*;

l'autre (*prd*), seul tubercule externe, est le plus développé en principe et représente le tubercule primitif, le *protoconide*.

Ce type TRITUBERULAIRE se rencontre notamment chez le *Spalacotherium* interprété comme Marsupial carnassier, primitif (Purbeck).

A partir de ce type trituberculaire, les divers stades d'évolution des molaires sont les suivants :

1^o En arrière de (*prd*) et de (*med*) apparaît un tubercule postérieur (*hyd*), le talon, bas et large (*hypoconide*). On le rencontre chez certains Carnivores (*Viverra*), les Marsupiaux carnassiers, les Insectivores. Il s'agit alors d'une molaire du type TUBERCULO-SECTORIAL.

2^o La dent devient QUINQUETUBERULAIRE par bipartition

(1) A l'exemple de l'ensemble des auteurs, nous commençons par les molaires inférieures, pour la raison que ce seraient les plus typiques.

de *hyd*. Des deux tubercules nouvellement constitués, l'un conserve le nom d'*hypoconide* (côté externe); l'autre devient l'*entoconide* (*end*, côté interne).

Le type quinquetuberculaire se rencontre, par exemple, chez les Canidés.

3^o Chez les Omnivores et les Herbivores, la cuspidé antérieure (*paraconide*, *pad*) se réduit, disparaît même, les deux tubercules du talon (*hypoconide*, *hyd* et *entoconide*, *end*) atteignant la même hauteur que les deux tubercules subsistant du triangle primitif (*protoconide*, *mélaconide*); une dent QUADRITUBERCULAIRE est ainsi constituée dont les quatre tubercules égaux, disposés en carré, sont libres ou réunis en crêtes (Primates, Ongulés, Marsupiaux herbivores).

4^o En arrière du talon se forment des lobes nouveaux; ils sont le plus souvent bicuspidés et orientés transversalement. Chez les Herbivores, il existe souvent un seul de ces lobes. Les rongeurs et surtout les Proboscidiens présentent de nombreux lobes supplémentaires. Je n'ai pas jugé à propos de représenter dans la figure 8 ce quatrième stade qui se comprend très aisément.

Molaires supérieures.

Le triangle primitif, au niveau des molaires supérieures, comporte deux tubercules externes :

L'antéro-externe est le *paracône* (*pa*);

Le postéro-externe, le *mélacône* (*me*).

Le troisième tubercule, interne et antérieur, est le tubercule primitif ou *prolocône* (*pr*).

Ce type TRITUBERCULAIRE subsiste plus souvent au maxillaire supérieur qu'au maxillaire inférieur. On le trouve chez les Marsupiaux carnassiers, les Créodontes, les Carnivores.

L'évolution se poursuit à partir de ce type simple de la façon suivante :

1^o Dans certains cas (*Tarsius*, par exemple), deux tubercules accessoires apparaissent entre les précédents, ce sont : le *protoconule* (*pl*) en avant; le *mélaconule* (*ml*) en arrière... de sorte que la molaire est QUINQUETUBERCULAIRE;

2^o Dans certains autres cas (Omnivores et Herbivores), *pl* et

ml ne se développent pas, mais il apparaît un tubercule nouveau, l'*hypocône* (*hy*), dépendance du cingulum (bourrelet situé à la base de la couronne juste au-dessus du collet de la dent). Ce tubercule devient aussi important que les tubercules du triangle primitif et il se constitue ainsi une molaire QUADRITUBERCU-LAIRE à quatre cuspidés égales.

3^o Enfin, un ou deux tubercules intermédiaires (*protoconule*, *pl*; *metaconule*, *ml*), déjà indiqués plus haut, venant s'ajouter à ces quatre tubercules, on aboutit à un nouveau type QUINQUE-TUBERCU-LAIRE ou à un type SEXTUBERCU-LAIRE (par exemple : Périssodactyles primitifs).

II. — CRITIQUE (1).

Indépendamment du fait capital qu'elle n'est nullement explicative, ne rendant point compte des causes qui ont pu amener le développement de tel ou tel tubercule dans chaque cas particulier, la théorie trituberculaire soulève, à notre avis, de graves objections; nous allons les examiner en reprenant ses quatre principes.

Premier principe. — Le type trituberculaire est le type ancestral de beaucoup, sinon de tous les principaux types de molaires.

Cope et Osborn distinguent, comme on l'a vu :

a. Les Mammifères dont la forme ancestrale est connue d'une façon positive comme trituberculaire (Primates, Ongulés, Carnivores, Insectivores).

Les PRIMATES les plus archaïques sont, sans doute, les *Tarsiöidea* et les *Lemuroïdea*; dans chacun de ces groupes, on peut distinguer des formes à molaires triangulaires et des formes à molaires carrées.

(1) Je n'ai point à m'occuper, ici, des critiques de détail que l'on a pu soulever contre la théorie trituberculaire, ni à entrer dans les discussions relatives à la détermination du protocône, par exemple. Ces discussions reconnaissent, par le fait même qu'on les poursuit, l'existence d'un protocône, ce qui indique, nécessairement, qu'on adopte le fondement de la théorie trituberculaire.

Notre critique se place à un point de vue beaucoup plus général, c'est-à-dire que c'est le principe même de la théorie trituberculaire que nous entendons mettre en question. C'est seulement en raison de son importance que nous avons consacré un paragraphe spécial à la théorie de l'Analogie prémolaire. Sur les critiques de détail, consulter SERGE FRECHKOP, *loco citato*, qui donne, avec toutes les références bibliographiques utiles, un exposé très complet de ce point de vue, au moins en ce qui concerne les Insectivores.

Or, il apparaît nettement que les formes à molaires carrées, de type quadricuspidé, comme le *Necrolemur* (Éocène moyen d'Europe) et le *Microchærus* (Éocène supérieur d'Europe) parmi les *Tarsioidæ*, l'*Adapis* (Éocène supérieur d'Europe) parmi les *Lemuroïdæ*, sont aussi anciennes, sinon plus anciennes, que les formes à molaires de type trituberculaire.

En ce qui concerne les ONGULÉS, les Condylarthres comme le *Phenacodus* (Éocène inférieur du Wyoming) (dont les paléontologistes s'accordent à faire dériver les Périssodactyles et les Artiodactyles) présentent des molaires à quatre, cinq ou six tubercules selon la dent considérée, ces tubercules étant disposés sur deux ou trois rangées mésio-distales, mais nullement en triangle.

Quant aux CARNIVORES, leurs ancêtres, les Créodontes, ont, eux aussi, le plus souvent, des molaires pluricuspidées ressemblant si bien à celles des Condylarthres qu'il est parfois très difficile, en se basant uniquement sur les dents, de classer un fossile dans l'un ou l'autre groupe [les *Oxyclænidæ*, par exemple, sont classés par Zittel dans les Créodontes, alors que les *Mioclænidæ* sont classés dans les Condylarthres ; cependant, leurs dents jugales se ressemblent extrêmement ⁽¹⁾.]

Il n'est même pas certain que la dentition jugale des INSECTIVORES les plus primitifs et les plus anciens ait bien réellement répondu au type trituberculaire (*Hyopsodus* de l'Éocène de l'Amérique du Nord).

b. Les Mammifères dont quelques types semblent provenir d'une forme trituberculaire, bien que leur ligne de descendance ne soit pas encore bien connue : Rongeurs, *Hyrax*, Proboscidiens, Siréniens.

Or, les RONGEURS qui constituent un groupe très autonome, en dépit de la grande diversité de leurs dentitions, n'ont aucun représentant fossile ni actuel à molaire franchement trituberculaire.

LES PROBOSCIDIENS, qu'il convient de rapprocher des Rongeurs, ainsi que nous le montrerons (voir page 106), ont, à l'origine, si l'on en juge d'après les formes les plus anciennement connues,

(1) Voir ZITTEL Karl A. Text book of Paleontology. Vol. III, Mammalia, pages 50 et 119-120.

des dents jugales quadrituberculées [*Mæriltherium* (Oligocène du Fayum)], en principe, qui deviennent plurituberculées au cours de l'évolution (Mastodontes).

Les SIRÉNIENS, qui se rattachent étroitement aux Proboscidiens primitifs (*Mæriltheriidæ*), s'en différenciant seulement par leur adaptation à la vie marine, ont des dents jugales du même type qu'eux.

Il est enfin établi que l'HYRAX fait partie des Ongulés périssodactyles; et on a observé depuis longtemps qu'il a rigoureusement la même dentition qu'eux, nommément celle du Rhinocéros ⁽¹⁾ (Voir page 38).

c. Les Mammifères au sujet desquels on doit raisonner par analogie, n'ayant aucune idée précise sur l'origine de leurs molaires : Multituberculés, Cétacés, Pinnipèdes.

Les MULTITUBERCULÉS, dont la formule dentaire se rapproche beaucoup de celle des Rongeurs, sont, avec les formes à dents tricuspides telles que le *Triconodon* et l'*Amphilestes*, les plus anciens des Mammifères connus. Ils ont vécu depuis l'époque triasique jusqu'au début du Tertiaire. Il n'existe pas de Mammifères plus anciens (voir fig. 9).

Comme leur nom l'indique, ils ont des molaires multicuspides



Fig. 9. — Molaire supérieure de *Triglyphus Fraasi* Lydekker (d'après Fraas) avec ses trois rangées longitudinales de tubercules. MULTITUBERCULÉS. Trias supérieur de Wurtemberg. — G. N. $\times$ 2.

(ou multituberculées), (avec, en principe, trois rangées longitudinales de tubercules au niveau de la mâchoire supérieure et deux seulement au niveau de la mâchoire inférieure). Forsyth Major a fait remarquer ⁽²⁾ que les Multituberculés auraient dû constituer la pierre d'achoppement destinée à faire crouler l'édi-

⁽¹⁾ Le Daman (*Hyrax*) est un véritable Ongulé périssodactyle; il en possède tous les caractères fondamentaux : l'axe d'appui de ses extrémités passe par le rayon n° 3, et il possède aussi une poche gutturale, diverticule de la trompe d'Eustache, qui ne se rencontre que chez les Périssodactyles et les Cétacés qui, phylogéniquement, s'y rattachent (R. ANTHONY, dans diverses publications).

⁽²⁾ MAJOR C. S. Forsyth. On some Miocene Squirrels with Remarks on the Dentition and Classification of the Sciurinae. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1893).

fice de la Trituberculie; il n'en a rien été; ne pouvant les expliquer, on s'est borné à les classer parmi les formes aberrantes.

Les PINNIPÈDES et les CÉTACÉS ont, comme nous le montrons plus loin (voir page 34), une dentition régressée en rapport avec leur adaptation à la vie marine et qui (ceci est une constatation très importante), chez certains d'entre eux (notamment les Pinnipèdes en général et les formes cétacéennes archaïques telles que les Zeuglodontes), reproduit exactement ce que Cope et Osborn considèrent comme le type ancestral.

Deuxième principe. — Le type trituberculaire, c'est-à-dire à trois tubercules disposés en triangle, provient d'un type plus simple (type tricuspide des auteurs français) à trois tubercules situés sur une même ligne droite mésio-distale, ce type provenant lui-même d'un cône primitif auquel se sont adjoints secondairement des denticules latéraux.

Le cône primitif qui existe, en effet, chez les Reptiles ne se rencontre, à titre de dent jugale, chez aucune espèce mamma-

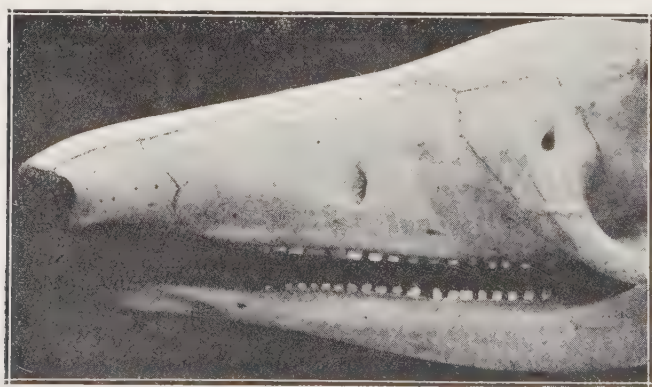


Fig. 10. — *Priodontes giganteus* L. ♂, n° A. 2475. G. N. $\times 2/3$.

Partie antérieure du crâne pour montrer la dentition amenée par régression au type haplodonte.

lienne, sinon chez les espèces manifestement régressées au point de vue dentaire, comme les Cétacés de la famille des Delphinidés, et, parmi les Édentés, le *Priodontes giganteus* L. (voir fig. 10).

Quant à la présence de denticules accolés latéralement au cône primitif, elle se trouve, comme nous venons de le dire, chez les

Pinnipèdes (Phoques et Otaries), qui sont aussi des formes également régressées, mais à un stade de régression moins avancé que celui représenté par les Delphinidés vers lesquels ils tendent manifestement (convergence) (1).

Troisième principe. — Les cuspides secondaires se produisent par addition.

Ce troisième principe ne fait pas, à la vérité, partie essentielle de la théorie trituberculaire envisagée comme théorie systématique ou phylogénique. Il se rattache en effet, non à un point de vue systématique, mais au point de vue explicatif. Quelle que soit la théorie systématique que l'on adopte, la question du mécanisme par lequel se sont constituées les formes envisagées reste entière. Nous ne nous occuperons donc point ici de la critique de ce principe, devant examiner plus loin la manière la plus probable dont il semble que se soit accomplie la différenciation dentaire.

Quatrième principe. — Dans les molaires inférieures, le cône reptilien est externe et les deux denticules sont internes, alors qu'à la mâchoire supérieure c'est l'inverse qui s'observe.

Cette remarque se rapporte à une disposition réelle (inversion des dents jugales supérieures et inférieures) et qui ne l'est pas seulement là où l'on distingue le type trituberculaire ou quelque autre disposition semblant s'y rattacher directement; on l'observe notamment chez l'*Hystrix*, le *Dasyprocta*, le *Castor*, parmi les Rongeurs (2), comme nous le noterons plus loin. Bornons-nous à faire remarquer ici que constater cette inversion est sans importance au point de vue de ce que nous voulons établir.

Nous allons maintenant passer à un argument de portée plus générale que les précédents.

Les fondateurs et les partisans de la Trituberculie se basent sur cette affirmation très importante, si on pouvait la considérer comme indiscutable, à savoir que les Mammifères les plus primi-

(1) ANTHONY R. et COUPIN F. La trituration des aliments par l'estomac chez les Mammifères à dentition régressée. *La Science moderne*, nov. 1924.

Comme nous l'avons dit, le type dentaire des Pinnipèdes s'observe aussi chez les Cétacés les plus archaïques tels que le *Zeuglodon* et le *Squalodon*.

(2) FRIANT M. Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs. *Arch. d'Anat. Hist. et Embryol.*, 1931.

tifs ont des dents tricuspides, c'est-à-dire dont les trois cuspides sont en ligne droite. Tels sont à l'époque secondaire :

Le *Dromatherium* Emm. (Trias de la Caroline du Nord).

L'*Amphilestes* Owen (Bathonien de Stonesfield).

Le *Triconodon* Owen (Purbeck et Jurassique du Wyoming).

Le *Dicrocynodon* Marsh (Jurassique supérieur du Wyoming), l'une des formes les plus caractéristiques (voir fig. 11).

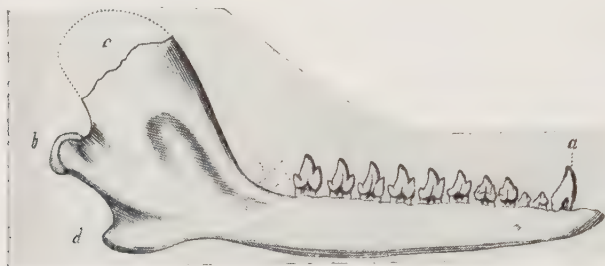


Fig. 11. — Maxillaire inférieur droit de *Dicrocynodon victor* Marsh. (d'après MARSH). Jurassique supérieur du Wyoming. — G. N. $\times 2$.

Mis à part le fait sur lequel j'ai déjà insisté que les Multituberculés ont de nombreux représentants au moins aussi anciens que les Mammifères précités, il est une objection fondamentale à la théorie trituberculaire, c'est à savoir que tous les Mammifères à dents tricuspides que l'on connaît, fossiles ou actuels, sont, ou des animaux à dentition manifestement régressée, comme les Pinnipèdes (Phoques et Otaries) (voir fig. 13), Carnassiers adaptés à la vie marine, ou des Mammifères très petits.

a. — LES TYPES TRICUSPIDE ET TRITUBERCULAIRE RÉSULTANT D'UNE RÉGRESSION ADAPTATIVE.

Quelques rares types mammaliens ne présentent pas de dents à l'âge adulte, tels sont, par exemple : les Fourmiliers (*Myrmecophaga*, *Tamandua*, *Cyclolurus*) de l'ordre des Édentés, et, le Pangolin (*Manis*) n'ayant avec les premiers que des rapports de convergence. D'autres ont des dents extrêmement réduites; ce sont, par exemple, les CÉTACÉS du groupe des Delphinidés; ces dents sont simples, haplodontes, très petites, très semblables à

celles de la plupart des Poissons téléostéens, fort nombreuses et toutes de même forme, pouvant évidemment servir à prendre et à retenir la nourriture, mais non pas à la mastiquer. On constate, d'ailleurs, chez les Delphinidés, une atrophie remarquable



Fig. 12. — *Phocaena communis* Cuv., n° 1923-2294.

A noter que les dents simples paraissent chez le *Phocaena* (caractère qui lui est particulier) présenter encore des vestiges d'une complication primitive. A noter aussi l'extrême réduction de l'arcade zygomatique. — G. N. $\times 1/3$.

Z. arcade zygomatique presque filiforme.

Ce crâne a été éclairé à dessein par sa face inférieure pour permettre de mieux distinguer l'arcade zygomatique et les dents.

des muscles masticateurs dont les fibres, rares et espacées, sont séparées par une masse de graisse très développée (dans le masséter) et une atrophie corrélative extrêmement accusée de l'arcade zygomatique ⁽¹⁾ (voir fig. 12).

⁽¹⁾ Chez les Cétacés odontocètes, la dentition rudimentaire est, en quelque sorte, suppléée par un estomac à poches multiples dont l'une est très musclée et qui, chez les animaux se nourrissant de proies volumineuses, se remplit de cailloux avalés par l'animal et servant à la trituration des aliments. Cette poche broyeuse est tout à fait analogue au gésier des Oiseaux (diverticule fortement musclé du tube digestif) quant à sa structure et quant à son contenu : on n'y trouve que des cailloux toujours siliceux qui remplacent physiologiquement les dents masticatrices, soit qu'ils aient en quelque sorte été choisis comme tels, soit que les acides de l'estomac aient détruit les cailloux calcaires.

Voir à ce sujet :

ANTHONY R. Les affinités des Cétacés. *Ann. de l'Institut océanographique*, 1926.

ANTHONY R. et COUPIN F. La trituration des aliments par l'estomac chez les Mammifères à dentition régressée. *La Science moderne*, nov. 1924.

ANTHONY R. Le laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle (Saint-Vaast-la-Hougue). *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, t. VII, 1908.

Dans la poche musculaire de l'estomac d'un Globicéphale, M. R. Anthony a constaté (1908) la présence de 9^{kg},571 de silex sans aucun caillou calcaire. Voici, d'autre

Le type haplodonte serait en somme, ici, non pas, comme le pensent Cope et Osborn, le point de départ des dents les plus compliquées, mais le résultat d'une régression adaptative. Les formes cétacéennes primitives (*Zeuglodon* et *Squalodon* du Tertiaire) n'ont-elles pas, d'ailleurs, des dents jugales plus compliquées que celles des Cétacés d'aujourd'hui, se rapprochant du type tricuspide ou le réalisant exactement ?

Cette régression peut se suivre chez d'autres Mammifères marins. Chez les PINNIPÈDES, on voit les dents jugales affecter la forme nettement tricuspide, c'est-à-dire qu'elles présentent une cuspide centrale beaucoup plus grande que les deux autres cuspides situées l'une en avant, l'autre en arrière (1).

On constate quelquefois aussi non point une seule mais plusieurs cuspides latérales (2).

Les CARNASSIERS FISSIPÈDES eux-mêmes doivent enfin être interprétés, en ce qui concerne leur dentition, comme des formes certainement régressives. Leurs ancêtres, les Créodontes, étaient à molaires plurituberculées; et c'est sans doute le fait que les mouvements de leurs mâchoires se sont limités à la seule direction verticale qui a déterminé, chez eux, une régression dentaire manifeste, quoique moins prononcée, que chez les Carnassiers marins (3).

En somme, il semble que tout se passe comme si la régression dentaire se produisait chez les Carnassiers fissipèdes par réduction du nombre des cuspides aboutissant ainsi au type trituberculaire pour certaines dents, tricuspide même pour certaines autres.

part, les chiffres indiquant, chez trois Gallinacés ayant vécu à la Ménagerie du Muséum, le poids des cailloux rencontrés dans le gésier et qui étaient à peu près uniquement siliceux :

Dinde (avril 1922) : 93g,4.
 Paon ♀ α (novembre 1931) : 18g,73.
 Paon ♀ β (mai 1922) : 18g,3.

Après avoir fait agir l'acide chlorhydrique sur ces cailloux pour éliminer les éléments calcaires, M. R. Anthony a trouvé les poids suivants :

Dinde : 93g,1.
 Paon α : 18g,33.
 Paon β : 18g,2.

(1) Cette forme dentaire se rencontre d'ailleurs aussi chez de nombreux Sélaciens.

(2) Comme aussi chez de nombreux Sélaciens et également chez les Zeuglodontes.

(3) Je reviendrai, dans le dernier chapitre, sur la régression dentaire caractéristique des Carnassiers.

Chez les Carnassiers marins (Pinnipèdes), la réduction se poursuivant, le type dentaire devient nettement tricuspidé (voir fig. 13).

Chez les Delphinidés, enfin, le type haplodonte est réalisé.



Fig. 13. — Maxillaire inférieur gauche de deux Pinnipèdes

En haut : Phoque de Weddel (*Leplonychotes Weddelli* Lesson), n° 1926-64 (Deuxième expédition antarctique française). — G. N. $\times 2/3$

En bas : Phoque de Ross (*Ommatophoca Rossi* Gray), n° 1924-76 (Deuxième expédition antarctique française). — G. N. $\times 2/3$

Pour montrer l'acquisition de la forme triconodonte chez les Mammifères à dentition régressée.

Extrait de M. FRIANT. L'influence de la taille sur la morphologie des dents chez les Mammifères, *La Terre et la Vie*, mars 1932.

C'est donc le contraire de ce que suppose la théorie trituberculaire lorsqu'elle considère toute dent mammalienne comme dérivant d'une dent simple se compliquant progressivement; les types trituberculaire, tricuspidé et haplodonte représentent bien plutôt trois stades successifs de la régression dentaire.

b. — LE TYPE TRITUBERCUCLAIRE EN RAPPORT
AVEC LA PETITE TAILLE.

Tous les Mammifères les plus anciens (secondaires) de type dentaire tricuspide, comme le *Dromatherium*, l'*Amphilestes*, le *Triconodon*, le plus souvent choisis comme exemples, étaient tous de très petite taille, aucun n'atteignant ou ne dépassant le volume d'un Hérisson.

Voici, d'après les figures d'Osborn ⁽¹⁾, la longueur de la mandibule chez quelques Mammifères secondaires à molaires tricuspidés.

DROMATHERIIDÉS.
Dromatherium sylvestre Emm. : 2^{cm},3.
Trias-Caroline.

TRICONODONTIDÉS.
Amphilestes : 2^{cm},9.
Jurassique-Angleterre (Stonesfields.)
Triconodon 3^{cm},7.
Jurassique-Purbeck.

D'après ces dimensions, on peut se faire une idée de la petite taille des Mammifères auxquels ces mandibules ont appartenu.

Il semble que, plutôt que le fait d'être très anciens, ce soit la petite taille de ces animaux qui explique la forme tricuspide de leurs dents jugales, d'autant plus qu'à la même époque vivaient, comme l'on sait et comme je l'ai déjà plusieurs fois noté, des Mammifères à dents jugales bien différentes, les Multituberculés :

- le *Triglyphus* (Trias de Wurtemberg);
- le *Microlestes* (Trias de Wurtemberg);
- le *Plagiaulax* (Jurassique de Grande-Bretagne);
- le *Meniscoessus* (Crétacé d'Amérique).

Si l'on considère, en effet, des couples de Mammifères *zoologiquement très voisins et très semblables de forme, mais très différents quant à la taille*, comme, par exemple : le Chat et le Lion (*Felis leo* L.) ou le Tigre (*Felis tigris* L.); un Chien de petite race et un Chien de grande race; le Fennec (*Fennecus zerda* Zimm.) et

⁽¹⁾ Voir OSBORN. H. F. Evolution of mammalian molar Teeth. New-York, 1907, p. 18 à 24.

le Renard (*Vulpes alopec L.*); un Daman (*Hyrax*) et un Rhinocéros (*Rhinoceros sondaicus* Gray); un Poney des Shetlands et un Cheval de grande race; une petite Antilope telle que le *Cephalophus melanorrheus* Gray et une grande Antilope telle l'Antilope Canna (*Oreas Canna* Desm.); un Hippopotame de Libéria (*Hippopotamus liberiensis* Morton) et un Hippopotame vulgaire (*Hippopotamus amphibius* L.); le Cobaye (*Cavia cobaya* Macgr.) et le Cabiai (*Hydrochaerus capybara* Erxleb.), on s'aperçoit de ce que la forme des dents varie suivant la grandeur du corps; en particulier, les dents jugales (molaires et prémolaires) des animaux de grande taille présentent beaucoup plus de détails de complication que celles des animaux de petite taille ⁽¹⁾.

Cette remarque, d'ailleurs, ne s'applique pas seulement à la dentition, elle est d'une portée générale.

Baillarger ⁽²⁾, depuis longtemps, a expliqué la complication du neopallium des Mammifères de grande taille comparé à celui des Mammifères de petite taille, en faisant observer qu'il est de loi géométrique que les volumes des corps semblables soient entre eux comme les cubes de leurs diamètres, tandis que leurs surfaces sont entre elles comme le carré de ces mêmes diamètres. Pour que les proportions qui doivent exister entre le volume et la surface subsistent, les surfaces sont obligées de se compliquer: c'est ainsi que le cerveau du Lion, par exemple, est beaucoup plus plissé que celui du Chat; celui de l'Antilope Canna que celui de l'Antilope pygmée, celui du Cabiai (*Hydrochaerus*) que celui du Cobaye (*Cavia*).

Dans un grand nombre de travaux de 1919 à 1921, M. R. Anthony ⁽³⁾ a encore fait intervenir ce même facteur pour expliquer, en partie, la lobulation du rein. Si l'on compare, en effet, des animaux vivant dans des milieux analogues et dans des conditions qui entraînent la lobulation rénale, appartenant au même groupe zoologique étroit, mais de taille très différente, comme le

⁽¹⁾ Dans les divers rameaux des phylums de Mastodontinae on peut faire aussi la même observation: les formes de petite taille ont dans l'ensemble des dents plus simples que les formes de grande taille faisant partie du même groupe étroit. Ces exemples pourraient d'ailleurs être multipliés à l'infini.

⁽²⁾ BAILLARGER. De l'étendue de la surface du cerveau et de ses rapports avec l'intelligence. *Acad. de Médecine*, 15 août 1845.

⁽³⁾ Voir surtout: ANTHONY R. Le déterminisme de la lobulation du rein chez les Mammifères. *C. R. Ac. des Sciences*, 15 déc. 1919.

Mouton et le Bœuf parmi les Mammifères terrestres (Ongulés), le Dauphin et le Balænoptère parmi les Mammifères marins (Cétacés), on s'aperçoit de ce que les reins sont d'autant plus divisés, c'est-à-dire ont des lobules d'autant plus nombreux, qu'ils appartiennent à un animal plus volumineux. D'une façon générale, d'ailleurs, les Mammifères très petits ont le rein constitué d'une seule pyramide malpighienne.

Ceci étant posé, nous allons comparer la morphologie des dents jugales (molaires et prémolaires) chez quelques-uns des Mammifères que nous avons cités.

Le Daman et le *Rhinocéros* (voir fig. 14 I.), très différents de taille, sont l'un et l'autre, comme c'est maintenant indiscutablement établi, des Ongulés périssodactyles, ainsi qu'il a été dit plus haut (voir page 29); ils sont très comparables, comme on le sait, au point de vue de la dentition.

Les dents jugales supérieures du Daman et du *Rhinocéros* sont ainsi constituées : un lobe externe qu'on appelle l'ectolophe ⁽¹⁾, et, deux lobes internes, un antérieur ou protolophe et un postérieur ou métalophe.

Étudions, en particulier, la troisième prémolaire supérieure à un même stade d'abrasion. Bien que cette dent soit très comparable chez l'un et l'autre animal, on observe des différences très importantes : le crochet, forte saillie du métalophe, et la crête, autre saillie dépendant du protolophe, très nets chez le *Rhinocéros*, sont inexistants chez le Daman. De plus, le contour de la table d'usure du côté externe (ectolophe) est beaucoup plus découpé aussi chez le *Rhinocéros*.

La comparaison du Poney des Shetlands à un Cheval de grande race donne des résultats exactement identiques.

Comparons, maintenant, la dentition jugale d'une petite Antilope, le *Cephalophus melanorrheus* Gray, à celle d'une grande Antilope, l'*Oreas canna* Desm. (Voir fig. 14, III).

La troisième molaire supérieure de l'une et l'autre Antilopes

(1) Les désignations d'ectolophe, protolophe et métalophe sont celles qu'Osborn emploie pour le *Rhinocéros*. Je les utilise aussi pour le Daman. Les termes français de *crochet* et de *crête* ont également été introduits par Osborn dans sa terminologie.

présente quatre lobes provenant de l'abrasion des cuspides originelles de la dent jeune; il y a deux lobes externes (mésio-

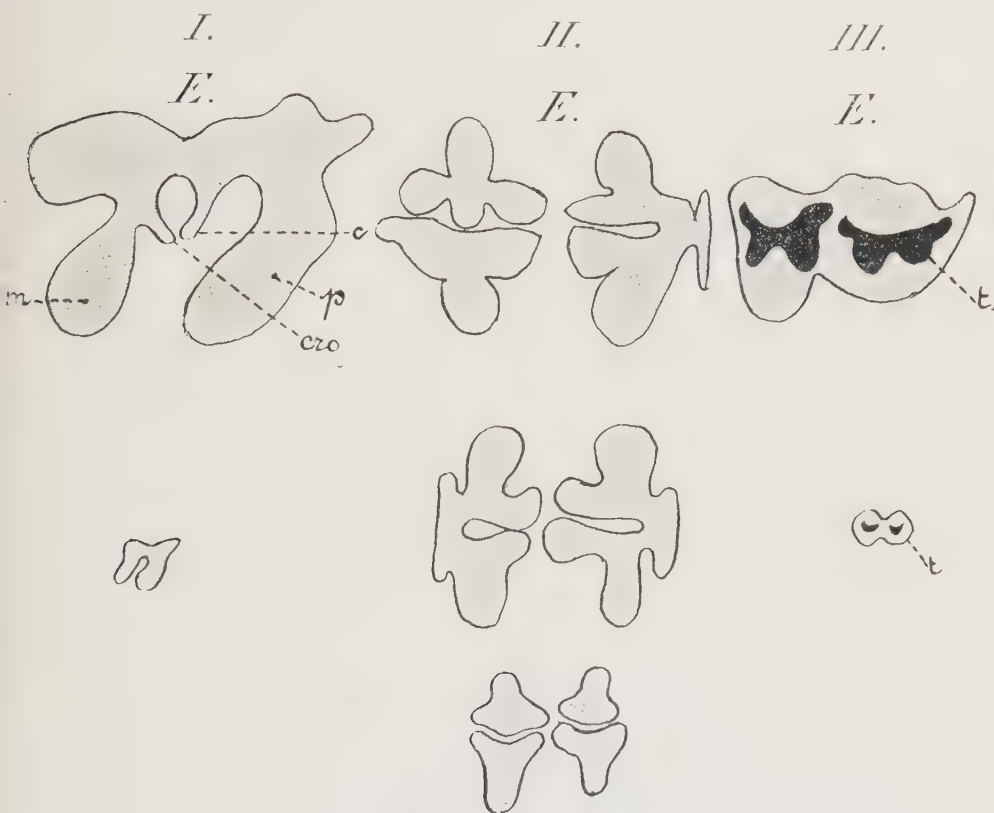


Fig. 14. — Quelques dents jugales d'ONGULÉS de tailles différentes.

G. N. — E., côté externe.

I. *Rhinocéros* et Daman; 3^e prémolaire supérieure droite; p, protolophe; m, métalophe; cro, crochet; c, crête. De haut en bas : *Rhinocéros bicornis* L. (d'après *Blainville*); Daman (*Hyrax* sp.). Il faut remarquer la simplification de la dent chez le Daman et surtout l'absence de crochet et de crête.

II. Trois Hippopotames; 2^e molaire supérieure droite. De haut en bas : Hippopotame vulgaire (*Hippopotamus amphibius* L.), n° 1932-5. Hippopotame pleistocène de Madagascar (*Hippopotamus Lemerlei* Grandidier), n° 1932-75. Hippopotame de Libéria (*Hippopotamus liberiensis* Morton), n° 1899-210.

III. Antilope Canna et Antilope pygmée; 3^e molaire supérieure gauche; t, tube intermédiaire. De haut en bas : Antilope canna (*Oreas canna* Desm.), n° 1880-1059. Antilope pygmée (*Cephalophus melanorrhæus* Gray), n° 1884-102. (Extrait de M. FRIANT. L'influence de la taille sur la morphologie des dents chez les Mammifères. *La Terre et la Vie*, mars 1932).

vestibulaire et disto-vestibulaire), deux internes (mésio-palatin et disto-palatin). Ces quatre lobes circonscrivent vers la partie

centrale de la table d'usure deux tubes intermédiaires ⁽¹⁾.

Dans l'ensemble, les troisièmes molaires de ces deux Antilopes sont très analogues. Mais, à un examen minutieux, on observe que, chez la grande Antilope (l'*Antilope Canna*), les tubes intermédiaires, surtout du côté interne, présentent des sinuosités beaucoup plus nombreuses.

Soit encore les molaires supérieures de l'Hippopotame vulgaire (*Hippopotamus amphibius* L.) et celles de l'Hippopotame de Libéria (*Hippopotamus liberiensis* Morton) de taille beaucoup moins grande (Voir fig. 14, II).

A un stade d'abrasion encore peu avancé, on voit nettement, chez l'Hippopotame de Libéria, que les quatre cuspidés originelles (deux vestibulaires et deux palatines) sont usées, chacune d'elles ayant pris la forme d'un lobe triangulaire à sommet interne pour les lobes palatins, à sommet externe pour les lobes vestibulaires, d'où il s'ensuit des triangles, à bords légèrement festonnés, qui se touchent deux à deux par leur base (les mésiaux entre eux et les distaux entre eux).

Mais, chez l'Hippopotame vulgaire, beaucoup plus volumineux, comme l'on sait, on observe que les côtés de ces triangles sont découpés en festons nombreux et très accusés.

Les molaires de l'Hippopotame pleistocène de Madagascar (*Hippopotamus Lemerlei* Grandidier) ressemblent beaucoup plus à celles de l'Hippopotame vulgaire qu'à celles de l'Hippopotame de Libéria, bien que cet Hippopotame malgache se rapproche plus du second que du premier par son volume somatique et la grandeur de son crâne; ceci tient évidemment à ce que c'est justement un caractère essentiel de l'Hippopotame pléistocène de Madagascar d'avoir des molaires particulièrement volumineuses par rapport aux dimensions de sa tête. La figure 14, II, illustre d'une manière particulièrement frappante ce que je viens de dire et montre que ce que l'on aurait pu, à première vue, prendre pour une exception à la règle y entre au contraire et vient la confirmer.

(1) J'ai récemment étudié, dans les *Archives d'Anatomie, Histologie et Embryologie* (1931), la formation et la signification des tubes intermédiaires (limités par une paroi d'émail), principalement dans la dentition des Rongeurs. J'y reviendrai longuement dans le chapitre suivant.

Le Cabiari (*Hydrochærus capybara* Erxleb.) et le Cobaye (*Cavia Cobaya* Macgr.) appartiennent à un même groupe de Rongeurs, les Caviidés. Mais le Cabiari est, comme l'on sait, infiniment plus volumineux que le Cobaye; c'est le plus gros des Rongeurs actuels, il atteint la taille d'un Porc.

Chez l'un et l'autre animal, la première molaire, que nous choisissons comme exemple, présente une table d'usure à deux lobes très nets du côté interne (*a* et *b*) (Voir fig. 15).

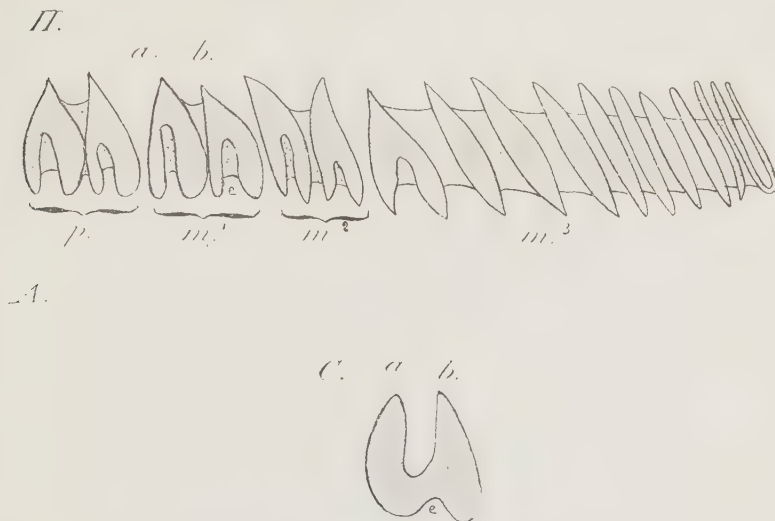


Fig. 15. — Dentition jugale d'*Hydrochærus capybara* Erxleb. (Cabiari), n° 1901-439. comparée à celle du *Cavia cobaya* Macgr. (Cobaye), n° 1926-247, toutes deux amenées aux mêmes dimensions, l'*Hydrochærus* étant multiplié par 5/4 environ. A, avant. Le côté externe est en bas.

H. *Hydrochærus*. Prémolaire et molaires supérieures droites. C. *Cavia*. 1^{re} molaire supérieure droite. Le ciment est en pointillé, l'émail et l'ivoire n'ont pas été différenciés, l'ensemble étant représenté en grisé.

(Extrait de M. FRIANT. L'influence de la taille sur la morphologie des dents chez les Mammifères. *La Terre et la Vie*, mars 1932).

Mais le sinus qui sépare ces deux lobes chez le Cobaye est devenu tel chez le Cabiari que les lobes se présentent comme tout à fait indépendants; le petit sillon externe (*e*) du Cobaye s'est approfondi et sépare le lobe (*b*) en deux parties. Le lobe (*a*) s'est aussi divisé du côté externe par un sillon semblable de nouvelle formation.

Quant à la troisième molaire qui est si complexe chez le Cabiari, présentant dix à douze lobes et souvent davantage, on peut

l'expliquer par l'augmentation du lobe (*b*) et la multiplication des sillons qui arrivent à séparer d'une façon complète des lobes de nouvelle formation.

En ce qui concerne, enfin, les Rongeurs en général, les dents les plus complexes, les dents tubulées, se rencontrent surtout chez les plus volumineux d'entre eux.

De ces diverses observations, il ne faut pas conclure, bien entendu, que tous les Mammifères de grande taille doivent avoir des dents compliquées et les Mammifères de petite taille des dents simples, pas plus, d'ailleurs, qu'il ne faudrait croire que tous les grands Mammifères aient des reins lobulés et un cerveau gyrencéphale à l'extrême, alors que les petits Mammifères auraient tous des reins simples et un cerveau lisse. On sait bien, en effet, que le Dugong a un cerveau lisse, et le Cheval, qui est aussi gros que le Bœuf, un rein simple. Comme en ce qui concerne les dents en particulier, d'autres facteurs que la taille entrent certainement en jeu pour déterminer la complexité ou la simplicité. Et c'est cela qu'il ne faut pas oublier.

Comparons maintenant deux Carnivores très voisins (de la famille des Félidés) et très semblables de forme, mais de taille très différente : le Lion et le Chat (voir fig. 16).

Nous nous bornerons à examiner ici $P_{\frac{3}{3}}$, la première prémolaire; $P_{\frac{7}{7}}$, la deuxième prémolaire; $M_{\frac{7}{7}}$, la première molaire (ou carnassière). Ces dents jugales inférieures, assez analogues dans les deux espèces, présentent trois tubercules principaux, sauf la carnassière ($M_{\frac{7}{7}}$) qui n'en possède que deux.

Lorsqu'on amène la série dentaire inférieure du Chat à la taille de celle du Lion, on voit alors que, dans les détails, les dents ne sont pas identiques chez l'un et chez l'autre.

Chez le Chat, la cuspidé principale est plus élevée partout, et le début de cingulum, nettement visible chez le Lion, n'existe pas. De plus, $P_{\frac{3}{3}}$, la première prémolaire, n'a pas de tubercule antérieur; quant à son postérieur, il est moins volumineux. $P_{\frac{7}{7}}$, la deuxième prémolaire, a une cuspidé antérieure plus basse et une cuspidé postérieure simple (au lieu d'être bifide). $M_{\frac{7}{7}}$, la carnassière, n'a que deux lobes, comme il a été dit, mais l'antérieur est beaucoup moins volumineux que chez le Lion.

Si l'on établit l'indice dentaire de chacune des dents jugales inférieures du Lion et du Chat :

$$\frac{\text{Hauteur de la dent} \times 100}{\text{Largeur de la dent}} = I \text{ (indice dentaire),}$$

on voit que, chez le *Felis leo* L., que j'ai sous les yeux, cet indice est pour

$$\begin{array}{ccc} P_3 : & P_4 : & M_1 : \\ \frac{11 \times 100}{18} = 61, & \frac{17 \times 100}{25} = 68, & \frac{19 \times 100}{27} = 70, \end{array}$$

et chez le *Felis domestica* Briss.

$$\begin{array}{ccc} P_3 : & P_4 : & M_1 : \\ \frac{4 \times 100}{5} = 80, & \frac{4,5 \times 100}{6} = 75, & \frac{5,2 \times 100}{7} = 74. \end{array}$$

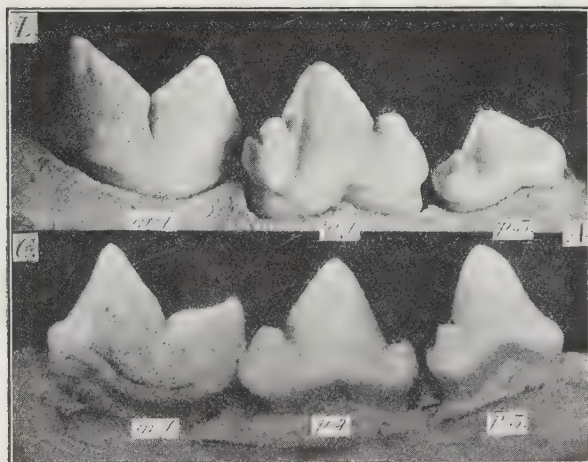


Fig. 16. — Série des dents jugales (prémolaires et molaires) du maxillaire inférieur droit (face externe) d'un Félin de grande taille (Lion) et d'un Félin de petite taille (Chat).

En haut : Lion (*Felis leo* L.), n° 1926-390. — G. N.

En bas : Chat (*Felis domestica* Briss.), n° 1908-127. — G. N. $\times 3,5$, amené à la taille du Lion.

(Extrait de M. FRIANT. L'influence de la taille sur la morphologie des dents chez les Mammifères. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1^{er} février 1932).

Le fait que l'indice est beaucoup plus élevé chez le Chat que chez le Lion marque nettement l'accroissement en hauteur de la cuspide médiane quand on passe d'un félin de grande taille à un autre de taille inférieure.

La comparaison du Renard (*Vulpes alopes* L.) et du Fennec (*Fennecus zerda* Zimm.), exemple sur lequel j'ai fait porter une démonstration au *Congrès des Anatomistes* de Nancy (mars 1932), est au moins aussi caractéristique (voir fig. 17).

Lorsqu'on amène aux mêmes dimensions la série des dents jugales de ces deux Canidés, on voit nettement, en ce qui concerne la série des prémolaires inférieures en particulier, que ces dents, très analogues chez l'un et chez l'autre animal, présentent, cependant, des différences importantes. Chez le Fennec, la cuspid principale est bien plus élevée et, les tubercules accessoires

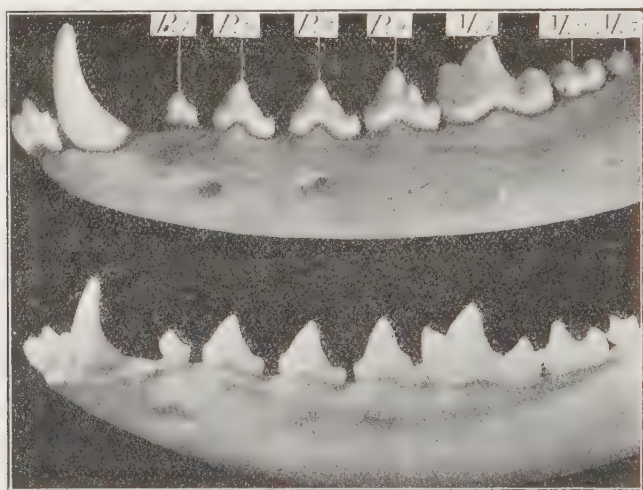


Fig. 17. — Série des dents jugales inférieures de deux Renards de taille différente, amenées aux mêmes dimensions.

En haut : *Vulpes alopes* L., n° 1928-50, animal de grande taille. — G. N.

En bas : *Fennecus zerda* Zimm., n° 1927-605, animal de petite taille. — G. N. $\times 3,5$.

(Extrait de M. FRIANT, La théorie de la Trituberculie et l'influence de la taille sur la forme des dents. *Archives du Muséum*. Volume du Centenaire de Cuvier, 1932.)

tendant à s'effacer, les prémolaires se simplifient et deviennent des dents tricuspides typiques.

On constate donc, en somme, une simplification manifeste des dents jugales quand on passe d'un animal de grande taille à un animal de petite taille. Notons, de plus, que, chez les animaux à dents sectoriales, comme les Carnassiers (comparaison du Lion et du Chat, du Renard et du Fennec), cette simplification marche

toujours dans un sens particulier tendant à aboutir à un type dentaire bien connu, le type appelé tricuspidé, par allongement du tubercule médian et diminution des tubercules accessoires antérieur et postérieur, les trois cuspides tendant, en outre, à se placer sur une même ligne droite mésio-distale, comme dans une molaire ou une prémolaire typiquement tricuspidé.

Le fait que nous venons d'établir et dont l'exposé a fait l'objet d'une communication à l'Académie des Sciences (*Comptes rendus*, 1^{er} février 1932), à savoir la simplification des molaires et des prémolaires lorsque l'on passe d'une forme de grande taille à une forme de petite taille et le fait que cette simplification se poursuit chez les Mammifères à dents jugales de type sectorial (Carnassiers, par exemple) dans le sens d'aboutir à la forme de dent dite triconodonte ou tricuspidé, a une très grande importance quant à l'appréciation de la théorie dite de la Trituberculie.

La forme tricuspidienne s'affirme, en résumé, plutôt comme un caractère phénotypique que génotypique. Elle paraît résulter, dans tous les cas, soit d'une régression adaptative, soit d'une diminution de la taille.

β. — THÉORIE DE L'ANALOGIE PRÉMOLAIRE

I. — EXPOSÉ.

On peut rapprocher de la théorie de la Trituberculie la théorie de l'Analogie prémolaire qui a été émise par Huxley ⁽¹⁾ et pour la compréhension de laquelle il convient de consulter surtout les travaux de Wortman ⁽²⁾, Schlosser ⁽³⁾, Gidley ⁽⁴⁾ et W.-K. Gregory ⁽⁵⁾. Elle estime que les dents jugales, progressivement com-

(1) HUXLEY T. H. On the Cranial and Dental Characters of the Canidæ. *Proc. Zool. Soc.*, Lond., 1880.

(2) WORTMANN J. L. Origin of the tritubercular molar. *Amer. Journ. Sc.*, vol. XIII. janv. 1902 et vol. XIV, nov. 1903.

(3) SCHLOSSER M. Die entwicklung der verschiedenen Säugethierzahnformen im Laufe der geologischen Perioden. *Verh. d. odontolog. Gesellsch.* Bd. 3, 1891.

(4) GIDLEY J. W. Evidence bearing on tooth cusp development. *Proceed. Washington Acad. Sc.*, 1906.

(5) GREGORY W. K. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1910 et 1916.

pliées d'avant en arrière, représentent les différents stades d'évolution que, durant les temps prétertiaires, les molaires des Mammifères ont dû subir.

Cette théorie, qui conserve, chez ses défenseurs actuels, la nomenclature de la précédente, aboutit, cependant, à une interprétation différente des cuspides.

Le protocône, ainsi dénommé parce que, pour Cope et Osborn, il est le sommet primitif de la dent, est interprété, ici, comme une néofomation, tandis que le paracône et le metacône seraient les véritables sommets primordiaux.

II. — CRITIQUE.

Quand on considère la série des dents jugales depuis la première prémolaire jusqu'à la dernière molaire, on observe généralement, en effet, une complication progressive dans la forme de ces dents. Ceci est très net chez le *Centaotes*, par exemple, parmi les Insectivores. Mais nombreux sont pourtant les cas où les choses ne se passent pas ainsi, les dernières dents jugales étant assez souvent plus petites et plus simples que certaines de celles qui les précèdent, notamment chez les Canidés et les Viverridés, pour se borner à ces seuls exemples. Mais, cela serait-il vrai dans tous les cas que ce ne serait point une raison pour affirmer que les molaires dérivent par complication de dents analogues aux prémolaires. Il n'y a pas de raison pour que l'évolution se poursuive toujours par complexité croissante des éléments, quand on constate, en effet, généralement, qu'elle se produit, au contraire, par simplification et réduction; les rayons digités des Périssodactyles envisagés au cours des âges en sont un bon exemple : les plus anciens d'entre eux ont cinq doigts (*Phenacodus*), d'autres formes leur ayant succédé n'en ont que trois (*Anchitherium*, *Protohippus*), le Cheval actuel (*Equus*) enfin, ne présente plus qu'un seul doigt. Cette idée de complication progressive constante se soutient difficilement au point de vue théorique et, pour en revenir à la dentition, il semble bien plutôt que les prémolaires soient des molaires réduites en raison de la place qu'elles occupent sur la mâchoire. Au moment du développement, les molaires transitoires sont

bien plus complexes que les prémolaires qui leur succéderont et cela tient en grande partie à ce que, les mâchoires s'étant développées surtout dans leur région postérieure, les prémolaires se trouvent situées plus en avant que ne l'étaient les molaires transitoires ou de lait qui, elles, étaient placées au fond de la bouche chez l'animal jeune. Les molaires semblent devoir leur complication à leur fonction même qui résulte de leur position, et non pas à l'intervention d'une force inexplicable (comme semblent l'impliquer les auteurs de la théorie de l'Analogie prémolaire) qui condamnerait les organes à se différencier toujours dans le sens du moins au plus ⁽¹⁾.

Il existe encore d'autres manières de comprendre l'évolution de la dentition, notamment, celle de Forsyth Major, celle d'Ameghino et celle de Moreau; pour la clarté de l'exposé, et, les conceptions de ces auteurs ayant quelque parenté avec les miennes dont sont, au contraire, très différentes les thèses de la Trituberculie et de l'Analogie prémolaire, j'en parlerai seulement au moment où j'essayerai pour mon compte de tirer des conclusions théoriques de mes recherches.

3^e Théories explicatives.

α. — ADDITION OU BOURGEONNEMENT

Pour les fondateurs de la théorie systématique de la Trituberculie, toutes les dents mammaliennes proviendraient d'une dent simple et conique qui aurait *bourgeonné* des cuspides accessoires. Cette explication pourrait, comme je l'ai dit, s'associer évidemment à une autre théorie dentaire que la Trituberculie.

Si l'on suppose avec Ameghino, par exemple, que le type dentaire primitif ait été quadricuspidé, on pourrait admettre que les cuspides supplémentaires proviennent du bourgeonnement de l'un d'eux ou de quelques-uns d'entre eux.

(1) Il est à remarquer que cette objection sur laquelle nous reviendrons s'applique également à la théorie trituberculaire.

Il ne semble pas exister d'observations sur lesquelles une théorie du bourgeonnement puisse s'appuyer.

β. — CONCRESCENCE

Pour d'autres auteurs, les dents jugales résulteraient de la fusion de plusieurs dents simples primitives : c'est la théorie de la Concrecence qui, ébauchée il y a longtemps déjà par Gaudry ⁽¹⁾ et Giebel ⁽²⁾ en particulier, a été plus récemment formulée par Röse ⁽³⁾, d'Eternod ⁽⁴⁾ et Bolk ⁽⁵⁾.

RÖSE dont les nombreux travaux se rapportent à l'anatomie dentaire non seulement de l'Homme mais d'un très grand nombre d'animaux, a émis nettement l'opinion que les molaires et les prémolaires doivent provenir de la fusion de plusieurs petites dents reptiliennes coniques.

D'ÉTERNOD admet que la dentition humaine résulte de la fusion de deux rangées de dents coniques et simples, l'une linguale, l'autre vestibulaire : ainsi se seraient constituées des dents bicuspidées. Tandis que l'évolution en reste là pour les incisives, les canines et les prémolaires, en ce qui concerne les molaires, il y aurait fusion par leurs faces de contact de deux ou trois dents bicuspidiennes.

Pour BOLK, les dents mammaliennes proviendraient de la fusion non de deux rangées dentaires voisines, mais de deux rangées appartenant à des générations successives, l'une vestibulaire ou « exostichos », l'autre linguale ou « endostichos » ; il n'y aurait jamais accollement dans le sens longitudinal, ainsi que le croit d'Eternod au sujet des molaires humaines.

(1) GAUDRY A. Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires. Paris, 1878.

(2) GIEBEL C. G. Odontographie. Leipzig, 1855.

(3) RÖSE C. Ueber die Entstehung und Formabänderungen des menschlichen Gebisses. *Verh. d. Deutsch. Odont. Ges.*, 1891. Phylogenese des Säugetiergebisses. *Biolog. Centralblatt*, 1892. Das Zahnsystem der Wirbelthiere. *Ergebn. d. Anat. u. Entw. Merkel u. Bonnet*, IV, 1896. Nous nous bornons ici à citer les trois principaux mémoires de Röse.

(4) D'ÉTERNOD. La dentition humaine est constituée exclusivement par des dents bicuspidées. *C. R. Ass. des Anatomistes*, Paris, 1911.

(5) BOLK L. Ueber die Phylogenese des Primatengebisses und das Zukunftsgebiss des Menschen. *Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol.*, 1910.

En dehors des faits embryologiques que l'on invoque généralement en sa faveur, la théorie de la Concrescence, au sens large, peut aussi s'appuyer sur des cas où l'on voit, ou bien où l'on semble voir, la fusion de deux dents voisines.

C'est ainsi que Dubreuil-Chambardel et Herpin ⁽¹⁾ ont indiqué des cas indiscutables de gémiation dentaire chez l'Homme, et tout récemment, R. Anthony ⁽²⁾ a montré que chez un Insectivore fossile, le *Stehlinius uinlahensis* Matth. (Éocène du Nord-Amérique, Uintabeds) une prémolaire pouvait s'interpréter comme résultant de la fusion probable de deux prémolaires inférieures : $P_{\frac{3}{3}}$ et $P_{\frac{4}{4}}$, indépendantes chez une forme voisine : l'*Heterohyus Quercyi* Filh. (Éocène d'Europe).

γ. — EXCITATION OU IRRITATION

AICHEL ⁽³⁾ pense que des actions mécaniques agissant sur le germe dentaire peuvent transformer une dent simple en molaire plurituberculée; mais, dès que la dent a percé la gencive, aucune modification morphologique n'est plus possible à son avis, ou, s'il en survient quelque'une, comme l'usure, il s'agit là d'une modification individuelle passive n'ayant que la valeur d'un accident.

Étant donnée cette interprétation, on comprendra que, pour Aichel, ce soit la forme de la dent qui détermine sinon le mode d'alimentation du moins le choix de la nourriture, le changement d'alimentation n'ayant aucune action sur la constitution de la dent ⁽⁴⁾.

Adloff ⁽⁵⁾ a soulevé contre les idées d'Aichel une vive polémique, leur objectant de n'avoir pas tenu compte des faits paléontologiques.

⁽¹⁾ DUBREUIL-CHAMBARDEL L. et HERPIN A. Gémiation dentaire. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1910.

⁽²⁾ ANTHONY R. [Discussion sur l'interprétation de la série dentaire inférieure du *Stehlinius uinlahensis* Matth. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1928.

⁽³⁾ AICHEL O. Zur frage der Konkreszenz hypothese. *Anat. Anz.*, Bd 50, 1917.

⁽⁴⁾ Nous reviendrons plus loin avec détails sur cette manière de voir d'Aichel.

⁽⁵⁾ ADLOFF P. Einige bemerkungen über das Problem der Entstehung der Zahnform. *An. Anz.*, Bd. 50, 1917.

Un grand nombre des travaux de HERPIN ⁽¹⁾ se rattachent également à la théorie de l'excitation ou irritation. Et il résume ainsi sa manière de voir :

« Nous croyons, pour notre compte, que la molarisation doit être envisagée comme une adaptation lente et progressive d'organes primitivement simples, progressivement insuffisants pour les besoins fonctionnels qui, eux-mêmes, ne se précisent que peu à peu ⁽²⁾ ».

Nous ne nous étendrons pas sur la *critique* de ces diverses théories qui, du fait même qu'elles ont la prétention d'être explicatives, échappent, dans une beaucoup plus large mesure que les théories systématiques, aux arguments positifs.

Nous tenons cependant à dire dès maintenant qu'en nous plaçant au point de vue explicatif, c'est à la théorie de l'excitation que nous donnons nos préférences, non seulement parce qu'elle pénètre plus que les autres dans la voie de l'explication, mais aussi parce qu'elle fait intervenir un phénomène dont l'action paraît très générale, sans parler des raisons particulières qui seront développées dans notre dernier chapitre. La théorie de l'addition et celle de la concrescence sont, à la vérité, peu explicatives; celle de l'irritation, de l'excitation fonctionnelle, à laquelle W. Roux a, comme l'on sait, fait jouer un si grand rôle est actuellement encore le seul moyen que nous ayons d'expliquer la genèse des caractères adaptatifs. Il est certain pourtant que le mécanisme intime de l'irritation reste toujours mal connu, mais non pas plus ici que dans tous les cas où on peut vouloir le faire intervenir.

(¹) HERPIN A. De la molarisation. *Arch. du Mus. d'Hist. nat.*, 1931. Voir aussi : Les facteurs mécaniques de l'odontogénèse. *C. R. de l'Ass. des Anatomistes*, Nancy, 1932.

(²) HERPIN A. : *loco citato*, page 146.

III. — L'ÉVOLUTION DE LA CALCIFICATION DANS LES DENTS JUGALES DES MAMMIFÈRES PLACENTAIRES

On attache généralement, dans les études sur l'évolution ontogénique des dents, la plus grande importance au moment de leur éruption; mais, celui-ci pouvant être retardé ou avancé sous l'influence de diverses causes étrangères à la dent elle-même, bien plus important, semble-t-il, est de fixer de manière précise le moment de début de la calcification. Ce moment se reconnaît aisément, après dissection du sac dentaire, au fait que les cuspidés déjà calcifiées sont de couleur plus foncée que le reste de l'organe; elles sont, naturellement aussi, plus résistantes, les premières calcifiées étant les plus foncées, les plus dures et les plus épaisses. Par l'éclaircissement à l'essence de girofle, les parties calcifiées des dents se distinguent aussi par leur couleur sombre.

1° La marche de la calcification des dents jugales considérées en elles-mêmes et comme unités ⁽¹⁾.

Tandis que les molaires définitives qui, lorsqu'elles sont au complet, sont au nombre de trois par héli-mâchoire chez les Mammifères placentaires, se calcifient et évoluent toujours dans le même ordre (la première, c'est-à-dire la plus antérieure ouvrant la calcification, puis la deuxième, et, enfin, la troisième se calcifiant ensuite à des intervalles plus ou moins éloignés, selon les espèces), les molaires temporaires, dont le nombre typique et

(1) Nous laissons de côté ici et avec intention, comme nous l'avons dit, les dents de remplacement des molaires transitoires, c'est-à-dire les prémolaires, qui sont d'un type plus simple dans un très grand nombre de groupes, la plupart en somme, à l'exclusion des Rongeurs et des Ongulés les plus évolués où les prémolaires sont à peu près identiques aux molaires transitoires.

complet de quatre est rarement réalisé, et, qui, sauf quelques exceptions [*Dolichotis*, par exemple, chez lequel l'éruption de la première molaire définitive se ferait avant celle de la molaire transitoire unique ⁽¹⁾], commencent toujours à se calcifier avant les molaires définitives, le font dans un ordre qui diffère suivant l'espèce considérée.

Nous allons examiner, à titre d'exemples :

Le Cheval, parmi les Ongulés Périssodactyles ;

Le Bœuf et le Porc, parmi les Ongulés Artiodactyles ;

Le Chien et l'Ours [*Ursus (Thalassarclos) marilimus* Desm.], parmi les Carnassiers, et, ceci, pour établir l'ordre chronologique de calcification de leurs molaires déciduales et essayer de l'expliquer.

Tous ces Mammifères présentent 3 ou 4 molaires déciduales (ou transitoires). La formule qualitative de leurs dents jugales de première dentition est la suivante :

pour l'Ours et le Porc :

$$\frac{m_1^1 m_1^2 m_1^3 m_1^4}{m_{t_1} m_{t_2} m_{t_3} m_{t_4}}$$

pour le Cheval, le Chien et le Bœuf :

$$\frac{m_1^2 m_1^3 m_1^4}{m_{t_2} m_{t_3} m_{t_4}},$$

ces derniers animaux d'affinités très différentes ayant ceci de commun qu'ils ont perdu leur première molaire temporaire.

Il convient de noter en ce qui concerne le PORC que la première dent jugale qu'on trouve chez l'adulte aux deux mâchoires n'est précédée ni suivie d'aucune autre. Elle est interprétée par la majorité des auteurs, et Lesbre ⁽²⁾, en particulier, qui donne à ce

⁽¹⁾ Cela résulte de cette observation de Rémy Saint-Loup qui a constaté chez le *Dolichotis* l'abrasion *in utero* de la première molaire définitive, alors que la molaire transitoire unique était encore complètement cuspidée et intra-alvéolaire.

De même, d'après mes observations chez l'Ours et le Chien, la première molaire définitive inférieure commence à se calcifier après Mt_4 et Mt_3 , sans doute, mais avant Mt_2 (voir figures 18 et 22). Il y a lieu de faire des réserves au sujet de Mt_3 chez l'Ours.

⁽²⁾ LESBRE F. X. Considérations sur la première prémolaire de quelques Mammifères domestiques. *C. R. Soc. de Biol.*, 1893, séance du 21 janvier, p. 65 à 68, et, Précis de l'extérieur du Cheval, 1920, p. 16 à 98.

sujet des raisons suffisantes, comme la première molaire transitoire; c'est de cette façon également que je la considère ici et c'est pourquoi je la note Mt1, en attribuant quatre molaires transitoires au Porc et non 3.

Le CHEVAL a aussi, mais d'ordinaire à la mâchoire supérieure seulement, une première dent jugale très réduite qui n'a pas de prédécesseur (« dent de loup » des auteurs vétérinaires); cette dent tombe à un certain âge et d'assez bonne heure; j'ai constaté qu'elle commençait à se calcifier très longtemps après les molaires de lait, c'est pourquoi, sans cependant prétendre départager les opinions différentes, j'estime avec Tomes ⁽¹⁾ qu'il s'agit ici, non d'une première molaire transitoire, Mt1, comme chez le Porc, mais d'une prémolaire, le Cheval n'ayant alors que trois molaires transitoires.

En ce qui concerne le CHIEN, Marett Tims ⁽²⁾ et Tomes ⁽³⁾ considèrent que la première des dents jugales de l'adulte [dent très petite et qui tombe de bonne heure ⁽⁴⁾] est une prémolaire n'ayant pas de prédécesseur, alors que Lesbre regarde cette dent comme une première molaire transitoire ne subissant aucun remplacement; adoptant, au moins provisoirement, l'opinion de Marett Tims et de Tomes, j'indique trois molaires transitoires seulement chez le Chien. Le cas du Chien serait donc semblable à celui du Cheval.

Ces indications étant rappelés, je vais examiner l'ordre suivant lequel débute la calcification des molaires temporaires de ces divers Mammifères.

1. — L'OURS

Chez l'Ours maritime (voir fig. 18), la calcification paraît très tardive par rapport à celle du Cheval par exemple, si l'on prend

⁽¹⁾ TOMES CH. S. A manual of dental Anatomy human and comparative. London, 1904 (p. 454). F. X. Lesbre (*loco citato*), au contraire, estime qu'il s'agit d'une molaire de lait, Mt1, en se basant surtout sur sa forme et sur ce qu'elle tombe avant l'âge adulte; mais il est certain que le moment de son apparition est plus important à considérer que celui de sa chute.

⁽²⁾ MARETT TIMS, cité par Tomes.

⁽³⁾ TOMES CH. S. *Loco citato*, p. 508.

⁽⁴⁾ A noter que, contrairement à ce qu'on observe chez le Chien, Mt1 et P1 existent successivement chez les Ours.

la naissance comme point de départ des comparaisons, mais celle-ci étant plus précoce chez les Carnassiers en général que chez le Cheval, il en résulte que la calcification doit débiter sensiblement au même stade de développement dans les deux cas. C'est peu de temps avant la naissance qu'elle commence, ici, à l'un et l'autre maxillaires, débutant par Mt 4; puis, au maxillaire supérieur, Mt³ commence sa calcification à la naissance ou peu après, Mt¹ et Mt² ne se calcifiant que plus tard et sensiblement en même temps, semble-t-il. Au maxillaire inférieur, l'ordre est le même, mais Mt³, Mt² et Mt¹ subissent un retard important et manifeste d'évolution (voir page 52, note 1).

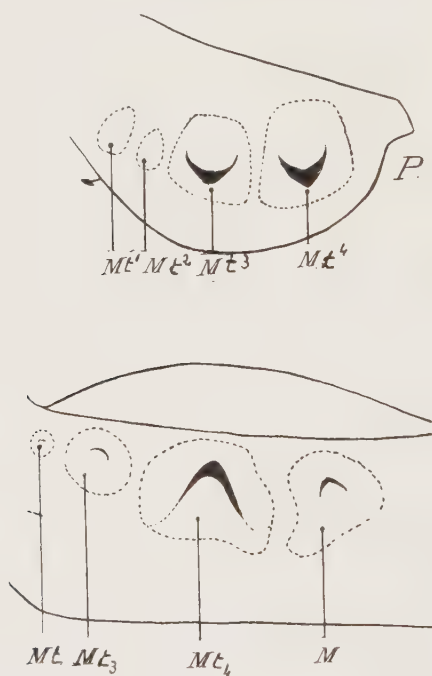


Fig. 18. Ours à la naissance [*Ursus (Thassalarctos) maritimus* Desm.], n° 1926-381; G-N. $\times 3$. Dentition jugale.

En haut : mâchoire supérieure;

En bas : mâchoire inférieure;

P, région postérieure.

Mt 1, Mt 2, Mt 3, Mt 4, molaires temporaires.

M, première molaire définitive qui, à ce stade, n'a fait son apparition qu'à la mâchoire inférieure.

Sur la figure, à la mâchoire inférieure, au lieu de Mt, lire Mt₂; le sac dentaire de Mt₁ n'a pas encore fait son apparition, à la mâchoire inférieure.

L'ordre de calcification est, en résumé, le suivant :

Au maxillaire supérieur : 4-3-2-1 (ou 4-3-1-2).

Au maxillaire inférieur : 4-3-2-1 (M₁ s'intercalant entre 4 et 3 ou entre 3 et 2).

L'ordre d'éruption que j'ai personnellement constaté est le même que celui de la calcification.

Les observations que j'ai faites sur l'*Ursus* (*Danis*) *horribilis* Ord. (voir fig. 19) me conduisent à penser qu'il en est de même dans cette espèce que chez l'Ours maritime.



Fig. 19. — Jeune Ours d'Amérique [*Ursus* (*Danis*) *horribilis* Ord.], n° 1932-165 après l'éruption des molaires temporaires et de la première molaire définitive. G. N. : 13.

Molaires temporaires : en noir, la première calcifiée, Mt 4; en grisé, la deuxième calcifiée, Mt 3; en blanc, la troisième et la quatrième calcifiées, Mt 2 et Mt 1. — Première molaire définitive, M.

2. — LE PORC

Le Porc domestique présente le même ordre de calcification que l'Ours : d'arrière en avant, à l'un comme à l'autre maxillaire, Mt 4 ouvre la calcification chez un fœtus de 33 millimètres de longueur basio-incisive ⁽¹⁾; vient ensuite Mt 3, puis Mt 2 et Mt 1 qui ne commencent à se calcifier qu'après la naissance. Chez le *Sus larvalus* Fitz (voir fig. 20), l'ordre de calcification semble être le même que chez le Porc domestique.

L'éruption, qui se fait à des intervalles très éloignés, du

⁽¹⁾ Le *basion* est le point du crâne situé sur la ligne médiane de la partie antérieure du trou occipital. Le point *incisif* est situé en avant de la mâchoire supérieure au niveau de la ligne médiane entre les deux incisives centrales. La longueur basio-incisive (ou longueur de la base crânio-faciale) peut exprimer approximativement la longueur d'un animal. Je la choisis parce qu'il est très difficile de mesurer la longueur d'un fœtus (cette longueur ne pouvant d'ailleurs pas être prise lorsque le fœtus n'est pas entier).

huitième jour au cinquième mois, suit le même ordre que la calcification.

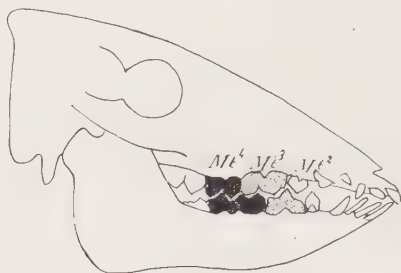


Fig. 20. — *Sus larvatus* Fitz. (encore jeune), n° 1906-102 après l'éruption des molaires temporaires et de la première molaire définitive. G. N. $\frac{1}{3}$.

Molaires temporaires : en noir, la première calcifiée Mt 4; en grisé, la deuxième calcifiée, Mt 3; en blanc, la troisième calcifiée, Mt 2. La première molaire définitive est visible en arrière de Mt 4.

3. — LE CHEVAL

Dans la série des fœtus de chevaux que j'ai examinés (provenant de l'abattoir de Vaugirard, à Paris), la calcification commence lorsque la longueur basio-incisive est de 102 millimètres environ; c'est Mt 3 qui ouvre la calcification, aussi bien au maxillaire supérieur qu'au maxillaire inférieur. Mt 4, puis Mt 2 se calcifient successivement ensuite, bien que la calcifica-

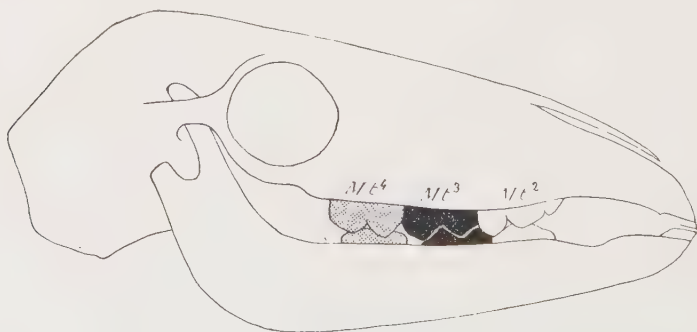


Fig. 21. — Jeune Cheval (*Equus caballus* L.), n° 1877-172, après l'éruption des molaires temporaires. G. N. $\times \frac{1}{3}$.

Molaires temporaires : en noir, la première calcifiée, Mt 3; en grisé, la deuxième calcifiée, Mt 4; en blanc, la troisième calcifiée, Mt 2.

tion de Mt 2 suivie de très près celle de Mt 4; le fœtus présente à ce moment une longueur basio-incisive de 120 millimètres.

L'ordre de calcification des molaires temporaires (voir fig. 21) est donc :

Au maxillaire supérieur : 3-4-2.

Au maxillaire inférieur : 3-4-2.

D'après Goubeaux et Barrier ⁽¹⁾, et aussi, d'après Lesbre ⁽²⁾, l'ordre d'éruption est sensiblement le même que l'ordre de calcification.

4. — LE CHIEN

Chez le Chien la calcification des molaires temporaires est un peu plus précoce que chez l'Ours. L'ordre de calcification est le

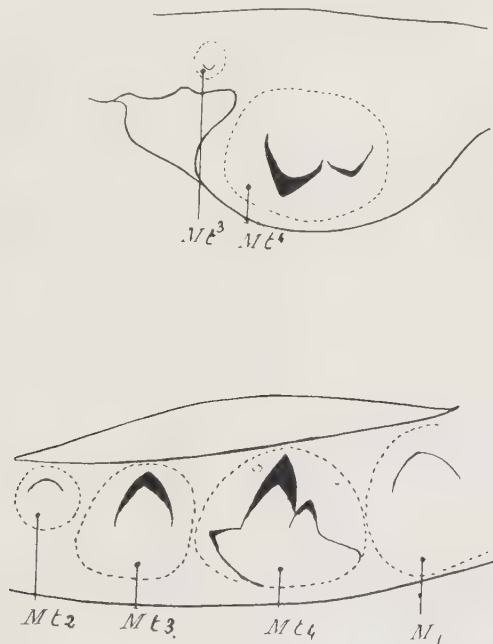


Fig. 22. — Chien à la naissance (*Canis familiaris* L.), n° 1924-290; G. N. $\times$ 3.
Dentition jugale.

En haut : mâchoire supérieure;

En bas : mâchoire inférieure.

Mt 2, Mt 3, Mt 4, molaires temporaires; M 1, première molaire définitive (qui, en haut, n'a pas encore fait son apparition).

⁽¹⁾ GOUBAUX A. ET BARRIER G. L'extérieur du Cheval, 1890.

⁽²⁾ LESBRE F. X. Précis de l'extérieur du Cheval 1920.

même que chez le Porc et l'Ours avec cette différence qu'il n'y a, ici, que trois molaires temporaires. Nous trouvons comme ordre de calcification (voir fig. 22) :

Au maxillaire supérieur : 4-3-2.

Au maxillaire inférieur : 4-3-2.

L'éruption, qui a lieu dans la troisième semaine après la naissance, se poursuit dans le même ordre que la calcification.

5. — LE BŒUF

Tandis que pour les quatre Mammifères ci-dessus indiqués la calcification progresse de la même façon au niveau des deux mâchoires, l'ordre de calcification varie selon le maxillaire considéré pour le Bœuf.

Sur un fœtus de Bœuf ayant 80 millimètres de longueur basio-incisive, on voit nettement que c'est Mt_4 qui ouvre la calcification au maxillaire inférieur; puis Mt^3 (supérieure), Mt^4 (supérieure) et Mt_3 inférieure se calcifient à leur tour. Peu avant la naissance Mt_2 se calcifie à l'un et l'autre maxillaire. L'ordre de calcification est donc :

Au maxillaire supérieur : 3-4-2.

Au maxillaire inférieur : 4-3-2.

L'éruption a lieu dans le même ordre que la calcification ou à peu près : Mt_4 et Mt_3 avant la naissance, Mt_2 vers la troisième semaine.

Il résulte de ces faits que l'ordre de calcification des molaires est sous la dépendance étroite de l'état de développement des maxillaires au moment où la calcification commence de se produire.

La molaire qui se calcifie d'abord est celle qui occupe la région moyenne de la partie jugale des mâchoires (pour le maxillaire inférieur entre la canine et la branche montante, et pour le maxillaire supérieur entre la canine et l'extrémité postérieure de la crête alvéolaire) telle qu'est celle-ci au moment du début de

la calcification. C'est pourquoi c'est Mt 3 qui se calcifie d'abord chez le Cheval, par exemple. A mesure que l'animal grandit, cette région cesse d'être la région moyenne : en effet, elle se déplace vers l'arrière par le fait que la mâchoire s'accroît surtout dans sa région postérieure ⁽¹⁾, et, cela par suite du développement des sacs dentaires des molaires vraies ou définitives. C'est pourquoi (chez le Cheval) c'est Mt 4 qui se développe immédiatement après Mt 3. Si dans le cas du Porc, de l'Ours et du Chien c'est Mt 4 qui se développe d'abord, c'est parce que, la première molaire définitive étant de développement plus précoce, la mâchoire s'étend déjà davantage à ce moment dans sa région postérieure.

Nous reviendrons dans nos conclusions sur l'explication de ces phénomènes et les conséquences qu'on en peut tirer.

2° La marche de la calcification envisagée dans chaque dent prise en particulier.

Comme je l'ai rappelé plus haut, au niveau de toute dent, la calcification débute par des centres qui correspondent aux sommets des cuspidés.

La façon dont se réunissent les cuspidés dans une dent multicuspidée permet, comme nous le verrons, de classer les dents jugales en un certain nombre de types.

Ce sont surtout les molaires transitoires, parce que d'un type plus archaïque que les prémolaires, qui ont encore ici retenu mon attention. Et ce n'est qu'incidemment, à titre de comparaison, que je ferai intervenir, les molaires définitives et les prémolaires.

D'autre part, je me suis particulièrement adressé aux types mammaliens dont les couronnes dentaires, abrasées à l'état adulte, sont surtout connues par leur table d'usure aussi bien chez les fossiles que chez les actuels, mais qui, toutes, au début, commencent, comme je l'ai dit (voir p. 18), par être garnies de cuspidés. Ce sont principalement un grand nombre d'Ongulés, de Rongeurs et, parmi les Proboscidiens, les Eléphantidés (que je

⁽¹⁾ Ainsi que je l'ai dit page 47.

n'utiliserai d'ailleurs qu'à titre comparatif : les matériaux embryologiques relatifs à leur dentition étant fort rares, je n'en ai eu que peu à ma disposition).

Il va de soi que je parlerai aussi, au moment de tirer les conclusions de mes recherches, des Mammifères placentaires à dents non abrasées dont, d'ailleurs, la morphologie dentaire devient très facile à comprendre lorsqu'on a compris celle des types précédemment cités.

Voici la liste des types que j'ai étudiés en détails et qui établit, en même temps, l'ordre de mes recherches ; j'ai, en outre, complété mes observations par des comparaisons avec les types d'autres groupes moins représentatifs ou dont il a été impossible de me procurer des séries évolutives complètes.

Ongulés.

1. Le Cheval (*Equus*);
2. Le Rhinocéros.

Rongeurs.

1. — LES RONGEURS A DENTS JUGALES BILOBÉES.

- a. Caviidés (*Dolichotis*, *Cavia*) et Pédétidés (*Pedetes*);
- b. Le *Lagostomus* (Chinchillidés);
- c. Léporidés (*Lepus*, *Oryctolagus*).

2. — LES RONGEURS A DENTS JUGALES TUBULÉES.

- a. *Hystrix*;
- b. Comparaison avec quelques autres Rongeurs à dents jugales tubulées;
- c. Comparaison des dents tubulées des Rongeurs avec les dents de l'Éléphant;
- d. Comparaison des Rongeurs à dents tubulées et à dents tuberculées.

α. LES ONGULÉS

1. LE CHEVAL. *Equus caballus* L.

Le Cheval présente, comme l'on sait, à l'âge adulte, la formule dentaire (dents jugales) suivante :

$$p \frac{4}{4} + m \frac{3}{3}.$$

Cette formule peut s'écrire qualitativement :

$$\frac{p^1 p^2 p^3 p^4}{p_1 p_2 p_3 p_4} \vdash \frac{m^1 m^2 m^3}{m_1 m_2 m_3}.$$

Parmi tous les Ongulés, le Cheval est l'un de ceux qui possèdent le plus grand nombre de dents jugales ; il présente même, en ce qui concerne ces dents, la formule que l'on considère comme primitive chez les Mammifères.

Rappelons que la première prémolaire, très réduite de volume (« dent de loup » des vétérinaires), n'est précédée ni suivie d'aucune autre dent (voir page 53) ; c'est avec Tomes que nous l'avons interprétée comme une prémolaire.

Pour étudier la marche de la calcification des éléments dentaires, j'ai eu à ma disposition, ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le dire, de nombreux fœtus provenant des abattoirs de Vaugirard. La dentition jugale transitoire du Cheval a pour formule :

$$\frac{mi^2 mi^3 mi^4}{mi_2 mi_3 mi_4}.$$

Ces trois molaires transitoires ont tout à fait la même forme que les prémolaires qui leur succéderont. Chacune d'elles présente, à l'état non abrasé, chez le jeune Cheval, cinq cuspides principales ; il existe aussi d'autres cuspides beaucoup plus petites que nous négligerons volontairement pour la clarté de l'exposé ⁽¹⁾. Il faut noter, toutefois, qu'au maxillaire supérieur Mt², la molaire temporaire dont la position est la plus antérieure, possède six cuspides (ou tubercules), la sixième cuspide, moins importante que les cinq autres, se trouvant située tout à fait en avant ; je l'appellerai accessoire.

Je crois utile d'indiquer tout d'abord les *dénominations* que j'emploierai pour désigner les cuspides ou tubercules.

La face triturante des molaires considérées présente deux rangées de tubercules :

Les tubercules vestibulaires (ou externes) ;
Les tubercules linguaux (ou internes).

⁽¹⁾ Ce sont des cuspides de complication, surajoutées ; nous parlerons de ces cuspides dans notre dernier chapitre.

Au maxillaire supérieur, comme au maxillaire inférieur, les tubercules vestibulaires principaux sont au nombre de deux que nous nommerons en allant de l'avant vers l'arrière :

Mésio-vestibulaire (du côté antérieur)	(<i>m. v.</i>)
Disto-vestibulaire (du côté postérieur)	(<i>d. v.</i>)

Les tubercules linguaux sont au nombre de trois.

Les noms que je donnerai à ces tubercules sont les suivants lorsque l'on va de l'avant vers l'arrière :

Mésio-lingual	(<i>m. l.</i>)
Lingual moyen	(<i>l. mo.</i>)
Disto-lingual	(<i>d. l.</i>)

De plus, ainsi qu'il a été signalé plus haut, un tubercule accessoire et vestibulaire (*v. a*) existe tout à fait en avant de *Mt*² au maxillaire supérieur.

J'ai étudié en premier lieu deux fœtus très jeunes : l'un dont la longueur basio-incisive (L. B. I.) est de 67 millimètres, c'est le n° 1929-15 (voir fig. 23 s, fig. 25-1 et fig. 27 s); l'autre, dont la longueur basio-incisive est de 87 millimètres (n° 1927-577) (voir fig. 23 s'-25.2 et 27 s'). Chez l'un comme chez l'autre, il n'y a aucune trace de calcification dentaire (1).

a. ORDRE DE CALCIFICATION DES CUSPIDES.

Au maxillaire supérieur :

1^{er} *Stade de calcification.* — Fœtus n° 1927-290. L. B. I. (2) = 102 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

<i>Mt</i> ³ cuspide <i>m. v.</i> mésio-vestibulaire (1);
— <i>d. v.</i> disto-vestibulaire (2).
(Voir figure 23, S.1.).

(1) KLEVER E. (Zur Kenntniss der Morphogenese des Equidengebisses. *Morphol. Jahrb.* Bd XV, 1889) a observé autrefois, à l'état cuspidé, une très jeune molaire supérieure de Cheval, non encore calcifiée et présentant 5 tubercules presque égaux comme ceux de ma figure 25-1; mais il n'a pas suivi l'évolution dentaire dans ses stades ultérieurs (calcification des cuspides).

(2) L. B. I. = longueur crânienne basio-incisive.

J'indique la cuspside mésio-vestibulaire comme se calcifiant la première, mais la cuspside disto-vestibulaire se calcifie certainement très peu de temps après.

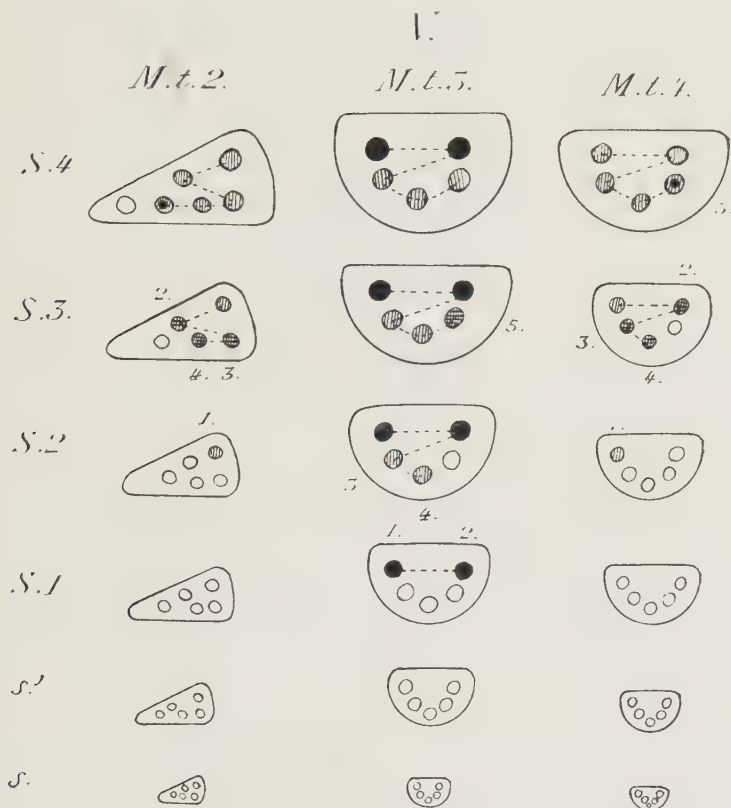


Fig. 23. — Évolution des molaires temporaires supérieures (gauches) de l'*Equus caballus* L. Calcification des cuspsides. Schéma. De bas en haut :

s	: fœtus n° 1929-15; L. B. 1. = 67 mm.	} Stades antérieurs à toute calcification.
s'	: fœtus n° 1927-577; L. B. 1. = 87 mm.	
S1	: fœtus n° 1927-290; L. B. 1. = 102 mm.	} Stades de calcification progressive.
S2	: fœtus n° 1927-310; L. B. 1. = 120 mm.	
S3	: fœtus n° 1929-27; L. B. 1. = 140 mm.	
S4	: fœtus n° 1931-484; L. B. 1. = 165 mm.	
Mt 2	: 1 ^{re} molaire temporaire;	
Mt 3	: 2 ^e —	
Mt 4	: 3 ^e —	
V.	face vestibulaire.	

La région antérieure est celle où sont les lettres indiquant les stades.

Les cuspsides calcifiées au 1^{er} stade, S1, sont en noir; au deuxième stade, S2, en hachures longitudinales; au 3^e stade, S3, en quadrillé; au 4^e stade, S4, en hachures longitudinales avec point noir au centre.

Correction : 1° Pour Mt 2 au stade S4, lire 5 au niveau de la dernière cuspside calcifiée (mésiolinguale) représentée par un cercle garni de hachures avec point noir au centre; 2° Les cuspsides indiquées par un quadrillé en S3 devraient l'être aussi en S4.

2^e stade de calcification. — Fœtus n° 1927-310. L. B. I. = 120 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

Mt³ cuspidé *m. l.* mésio-linguale (3);
 — *l. mo.* linguale moyenne (4);
 Mt⁴ cuspidé *m. v.* mésio-vestibulaire (1);
 Mt² *d. v.* disto-vestibulaire (1).
 (Voir figure 23, S. 2).

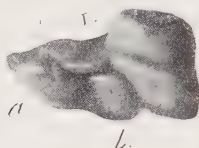


Fig. 24. — *Equus caballus* L. Fœtus n° 1927-290; L.B.I. = 102 millimètres.
 1^{re} molaire temporaire supérieure gauche Mt² (stade S. 1.)
 a, Région antérieure; v, face vestibulaire; l, face linguale. G.N.

En ce qui concerne Mt³ la cuspidé mésio-linguale (3) étant plus calcifiée que la linguale moyenne (4) doit être considérée comme commençant à se calcifier avant elle.

La cuspidé mésio-vestibulaire (1) de Mt⁴ est plus avancée dans sa calcification que la cuspidé disto-vestibulaire (1) de Mt² et c'est pourquoi nous la plaçons avant.

3^e stade de calcification. — Fœtus n° 1929-27. L. B. I. = 140 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

Mt³ cuspidé *d. l.* disto-linguale (5);
 Mt⁴ cuspidé *d. v.* disto-vestibulaire (2);
 — *m. l.* mésio-linguale (3);
 — *l. mo.* linguale moyenne (4).

Dans Mt⁴ la calcification paraît suivre l'ordre indiqué avec un très petit espace de temps entre chaque cuspidé.

Mt² cuspidé *m. v.* mésio-vestibulaire (2);
 — *d. l.* disto-linguale (3);
 — *l. mo.* linguale moyenne (4).

Pour Mt² il en est de même que pour Mt⁴ (voir fig. 23, S. 3.)

4^e stade de calcification. — Fœtus n° 1931-484. L. B. I. = 165 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

Mt⁴ cuspidé d. l. disto-linguale (5);

Mt² — m. l. mésio-linguale (5).

(Voir figure 23, S.4.).



Fig. 25. — *Equus caballus* L. 2^e molaire temporaire supérieure gauche, Mt³.

De bas en haut :

1. Chez le fœtus 1929-15 ; L. B. I. = 67 mm. (stade s);
2. — 1927-577; L. B. I. = 87 mm. (stade s');;
3. — 1929-27 ; L. B. I. = 140 mm. (stade S.3.).

La face antérieure est à gauche, du côté des chiffres; la face vestibulaire en haut et la face linguale en bas. GN.

En réunissant par un pointillé les cuspides successivement calcifiées, on obtient un tracé qui, semblable pour Mt³ et Mt⁴, est différent, c'est-à-dire inversé pour Mt². Ceci vient sans doute du fait que Mt² présente une forme spéciale différente de celle des deux autres molaires. En outre, jouant un rôle moins actif dans la mastication parce que plus antérieure, on s'explique qu'elle se calcifie la dernière et aussi que ses tubercules antérieurs se calcifient en tout dernier lieu.

Ce n'est que postérieurement au stade S.4, que se calcifie à l'avant de Mt² le sixième tubercule accessoire.

En examinant dans chaque dent prise en particulier l'ordre de calcification des cuspides, on arrive donc aux mêmes conclusions qu'en examinant la marche de la calcification des dents considérées en elles-mêmes et prises comme unités. C'est toujours dans la région moyenne de l'arcade dentaire jugale telle qu'elle est à

ce moment constituée que débute la calcification et c'est en somme dans sa région antérieure qu'elle se fait en dernier lieu avec la cuspide accessoire de Mt^2 .

La figure 24 est la représentation photographique de Mt^2 dans S.1. La figure 25 représente Mt^3 dans (de bas en haut) s, s'

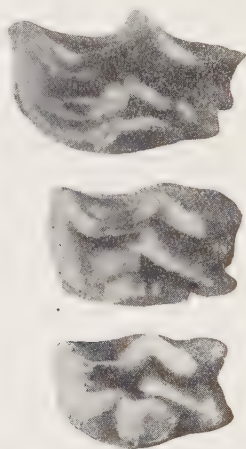


Fig. 26. — *Equus caballus* L. 3^e molaire supérieure gauche Mt^4 . De bas en haut :

Chez le fœtus 1927-290; L. B. I. = 102 mm. (stade S. 1);
 — 1929-27; L. B. I. = 140 mm. (stade S. 3);
 — 1931-484; L. B. I. = 165 mm. (stade S. 4);

G. N.

(stades antérieurs à toute calcification) et S.3. La figure 26 représente Mt^4 dans (de bas en haut) S.1, S.3 et S.4.

Au maxillaire inférieur

1^{er} stade de calcification. — Fœtus n° 1927-290 L. B. I. = 102 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

Mt^3 cuspide *m. l.* mésio-linguale (1);
 — *l. mo.* linguale moyenne (2);
 — *d. l.* disto-linguale (3).

(Voir figure 27. S. 1.)

On voit nettement que, du côté lingual, la cuspide la plus calcifiée est la plus antérieure, puis vient la moyenne et enfin la postérieure.

2^e stade de calcification. — Fœtus n° 1927-310; L. B. I. = 120 millimètres

Dans l'ordre suivant :

Mt₄ cuspidé m. l. mésio-linguale (1);
 — l. mo. linguale moyenne (2);
 Mt₂ cuspidé m. l. mésio-linguale (1);
 — l. mo. linguale moyenne (2).
 (Voir figure 27, S. 2.).

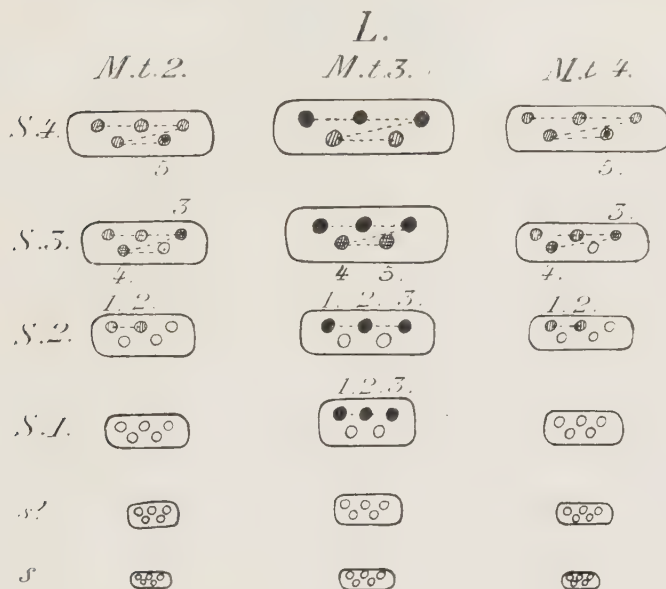


Fig. 27. — Évolution des molaires temporaires inférieures (gauches) de l'*Equus caballus* L. Calcification des cuspides. Schéma. De bas en haut :

s	: fœtus n° 1929-15 ; L. B. I. = 67 mm.	} Stades antérieurs à toute calcification.
s'	: fœtus n° 1927-577; L. B. I. = 87 mm.	
S1	: fœtus n° 1927-290; L. B. I. = 102 mm.	} Stades de calcification progressive.
S2	: fœtus n° 1927-310; L. B. I. = 120 mm.	
S3	: fœtus n° 1929-27 ; L. B. I. = 140 mm.	
S4	: fœtus n° 1931-484; L. B. I. = 165 mm.	

L. face linguale.

L'ordre de calcification des cuspides est indiqué comme dans la figure 23.

La région antérieure est celle où sont les lettres indiquant les stades.

Correction : Les cuspides indiqués par un quadrillé en S. 3 devraient l'être aussi en S. 4.

Mt₄ est plus avancée dans sa calcification que Mt₂, c'est pourquoi je l'indique tout d'abord. De plus, dans l'une et l'autre molaires, ce sont les tubercules mésio-linguaux qui ouvrent la calcification.

3^e *stade de calcification*. — Fœtus n° 1929-27; L. B. I. = 140 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

- Mt₃ cuspidé *m. v.* mésio-vestibulaire (4);
 - *d. v.* disto-vestibulaire (5);
 - Mt₄ cuspidé *d. l.* disto-linguale (3);
 - *m. v.* mésio-vestibulaire (4);
 - Mt₂ cuspidé *d. l.* disto-linguale (3);
 - *m. v.* mésio-vestibulaire (4).
- (Voir figure 27, S. 3.)

Dans chacune de ces dents, le tubercule indiqué le premier est aussi le plus avancé.

4^e *stade de calcification*. — Fœtus n° 1931-484. L. B. I. = 165 millimètres.

Dans l'ordre suivant :

- Mt₄ cuspidé *d. v.* disto-vestibulaire (5);
 - Mt₂ — *d. v.* disto-vestibulaire (5).
- (Voir figure 27, S. 4.)

Si, dans chacune de ces molaires inférieures, on réunit par un pointillé le premier tubercule calcifié à ceux qui se calcifient successivement après lui, on obtient une courbe qui, contrairement à ce qui existe au maxillaire supérieur, est ici la même pour les trois dents : elle commence au tubercule lingual antérieur et se termine au vestibulaire postérieur.

Comme pour la mâchoire supérieure, c'est donc toujours dans la région moyenne de l'arcade dentaire telle qu'elle est à ce moment constituée que débute la calcification, et l'on a aussi l'impression quelle marche plus rapidement dans Mt₄ que dans Mt₂.

La figure 28 représente Mt₃, en bas, au stade s. avant toute calcification, et, en haut, au stade S. 4.

En somme, nous voyons que, chez le Cheval, partout, même dans Mt² en dépit de son cas, à un certain égard, particulier (voir page 65), les cuspides se calcifient : 1^o en commençant par la rangée vestibulaire pour les molaires supérieures, et, linguale pour les molaires inférieures (1); 2^o en continuant par la rangée

(1) Il faut donc noter qu'il existe la même inversion dans le processus embryologique qu'au point de vue morphologique.

linguale pour les molaires supérieures, vestibulaire pour les molaires inférieures et en suivant, en quelque sorte, deux lignes parallèles.

Aux molaires supérieures Mt^3 et Mt^4 , la rangée vestibulaire, c'est-à-dire la première à se calcifier, commence à le faire par le tubercule antérieur; à la molaire supérieure Mt^2 , c'est, au contraire, le tubercule postérieur qui commence.



Fig. 28. — *Equus caballus*. L. 2^e molaire inférieure droite Mt_3 . De bas en haut :
Chez le fœtus n° 1929-15 : L. B. I. = 67 mm. (stade s.);
— n° 1931-484; L. B. I. = 165 mm. (stade S. 4.).
a, côté antérieur. G. N.

Aux molaires inférieures, la rangée linguale, c'est-à-dire la première à se calcifier, commence toujours à le faire par le tubercule antérieur.

Dans toutes les molaires, la deuxième rangée, c'est-à-dire linguale pour les supérieures et vestibulaire pour les inférieures, commence toujours à se calcifier comme la première, c'est-à-dire que pour toutes les molaires, sauf Mt^2 , c'est toujours, aussi bien à la première qu'à la deuxième rangée un tubercule antérieur qui commence.

Pour Mt^2 c'est, au contraire, un tubercule postérieur.

b. ORDRE DE RÉUNION DES CUSPIDES.

Troisième molaire de première dentition $Mt4$.

Pour étudier la marche ultérieure de la calcification, c'est-à-dire la réunion des cuspides les unes aux autres, j'ai choisi une molaire : $Mt 4$, que je vais examiner d'abord au maxillaire supérieur, puis au maxillaire inférieur. Dans $Mt 3$, le processus est identiquement semblable.

1^o *Molaire supérieure.*

Pour la lecture de ce paragraphe, il faut garder sous les yeux la figure 23.

I. Les deux tubercules mésio et disto-vestibulaires (1 et 2), les premiers calcifiés, s'unissent par leur base;

II. Le tubercule disto-lingual (5) s'unit au tubercule mésio-vestibulaire (1).

III. Le tubercule disto-lingual (5) s'unit au tubercule mésio-lingual (3).

Le tubercule lingual moyen (4) s'unit au tubercule mésio-lingual (3).

A ce moment, les cuspidés les plus volumineuses (1, 2, 3 et 5) acquièrent nettement une forme en croissant (sélénodonte) à concavité vestibulaire.

IV. Les deux rangées de tubercules, la rangée externe (ou vestibulaire) et la rangée interne (ou linguale) ainsi constituées se rejoignent en avant et en arrière, les tubercules mésio-vestibulaire (1) et mésio-lingual (3) s'unissant d'abord, puis les tubercules disto-vestibulaire (2) et disto-lingual (5) s'unissant ensuite.

En résumé, à part l'union oblique précoce de 5 à 1, nous voyons, ici, se former d'abord des réunions longitudinales :

1 à 2;

5 à 3;

4 à 3;

puis, des réunions transversales :

1 à 3;

2 à 5 ⁽¹⁾.

Cet ordre de réunion peut, d'ailleurs, être reconnu sur une dent complètement calcifiée mais non abrasée dont on n'a pu suivre le développement : en effet *les vallées les moins profondes*

(1) Chez les Éléphants, sur la dentition desquels nous reviendrons, on voit, au contraire, des réunions transversales se faire d'abord, puis, les crêtes résultant de ces réunions transversales s'unir les unes aux autres dans le sens longitudinal, mais cela très tardivement, vers la fin de l'évolution dentaire. La différence entre le Cheval et l'Éléphant, à ce point de vue, consiste en ce que chez le premier les réunions précoces sont principalement longitudinales tandis que, chez l'Éléphant, elles sont exclusivement transversales.

sont celles qui correspondent aux unions les plus précoces. Cette constatation permet, on le conçoit, d'étendre les observations sans se livrer pour chaque espèce à une recherche aussi longue que celle que j'ai faite pour le Cheval.

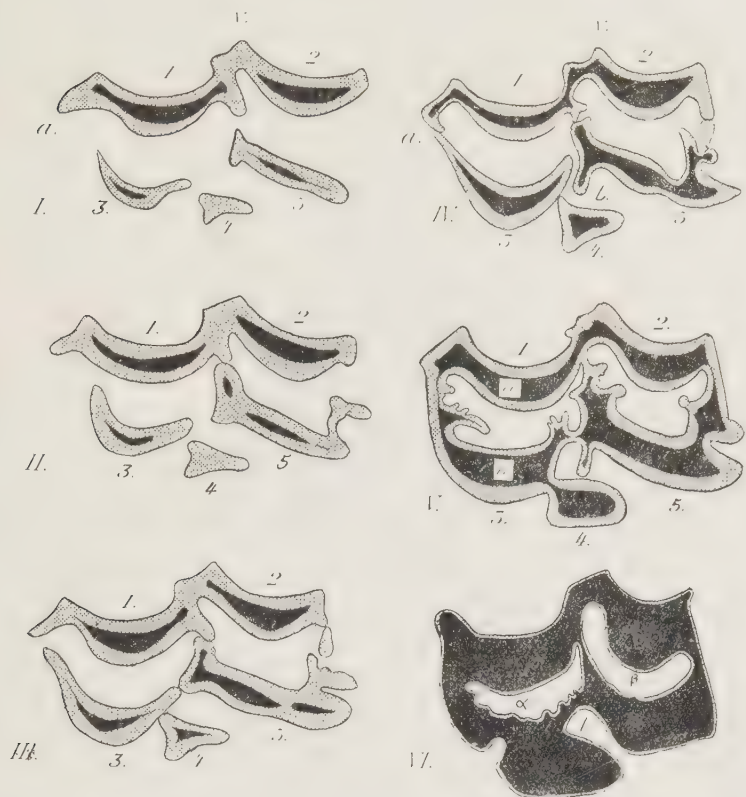


Fig. 29. — I, II, III, IV, V, VI, coupes successives d'une molaire temporaire supérieure cuspidée et présentant encore très peu de ciment (troisième molaire supérieure gauche, Mt⁴) d'*Equus caballus*. L. (N° 1930-34), destinées à montrer la réunion des cuspides et la formation des tubes intermédiaires. G. N. $\times 5/4$ environ. La coupe I passe à 5 millimètres des cuspides les plus élevées (vestibulaires); La coupe II passe à 11 millimètres des cuspides les plus élevées (vestibulaires); Les coupes III, IV, V et VI, à des niveaux de plus en plus inférieurs.

L'ivoire et l'émail (non différenciés ici) sont en grisé; les cavités pulpaire en noir et les tubes intermédiaires (α et β) laissés en blanc; t, sillon (sinus) entre les tubercules 4 et 5. — a. Région antérieure — V. Côte vestibulaire.

En application de ceci, la figure 29 rend compte de l'ordre de réunion des cuspides, exprimé par une série de coupes passant à différents niveaux à partir de la face triturrante dans une dent de Cheval encore cuspidée et présentant très peu de ciment.

Cette série de coupes indique également un très intéressant processus, c'est celui de la constitution des tubes α et β que nous nommons *tubes intermédiaires* ⁽¹⁾. On voit ces tubes s'isoler et se constituer progressivement, depuis la coupe I jusqu'à la coupe VI.

A un niveau inférieur à celui représenté par la coupe VI, les tubes α et β de même que le sillon (sinus) (t) (placé entre les cuspidés 4 et 5) se montrent fermés basalement.

A un niveau encore plus inférieur, les parois externes de la chambre pulpaire se montrent rapprochées et constituent trois racines : une palatine et deux vestibulaires.

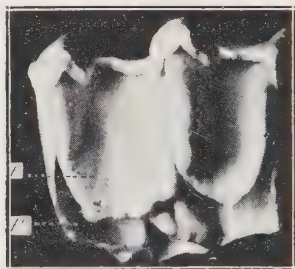


Fig. 30. — *Equus caballus* L., n° 1930-34. (jeune), vue vestibulaire et légèrement inférieure de la 2^e molaire supérieure droite (Mt²), après ablation de la paroi externe pour montrer les tubes intermédiaires déjà fermés (on les verra encore ouverts fig. 33, III, chez le *Rhinoceros simus* Burchell, jeune). C'est ultérieurement que la paroi externe ou de contour constituera par allongement de la dent les trois racines de la molaire temporaire (qui n'existent pas à ce stade); t = tube intermédiaire; p = chambre pulpaire.

La face antérieure est située à gauche. G. N. environ.

Si nous avons, au lieu d'une dent complètement développée, considéré une dent plus jeune, nous aurions vu les tubes ouverts par leur extrémité inférieure, de telle sorte que l'oblitération basale du tube intermédiaire n'est autre chose que la réunion des cuspidés constituantes (voir fig. 30).

Chez les Chevaux plus âgés, par exemple le n° 1880-761, le cément prend un grand développement, remplit les tubes intermédiaires et également le sinus (t) situé entre les cuspidés 4 et 5 ⁽²⁾ (voir fig. 31).

⁽¹⁾ Ce sont les tubes de l'émail signalés mais non expliqués par Gervais (en 1851) au niveau des molaires et prémolaires de certains Rongeurs. Nous aurons occasion d'en reparler longuement par la suite.

⁽²⁾ C'est exactement comparable à ce qui se passe chez les Éléphants.

Les racines ont alors atteint leur longueur totale.

Si nous voulions en finir avec l'évolution complète de la dent il nous resterait enfin à signaler l'abrasion des cuspidés d'où résulte une apparence analogue à celle des coupes que nous avons représentées, étant bien entendu que la pulpe sécrète à mesure de la vaso-dentine qui la protège.

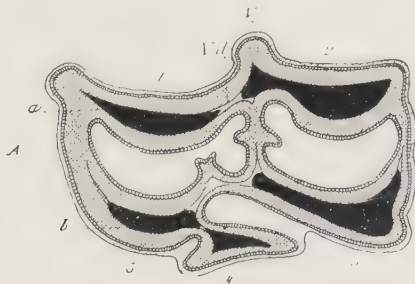


Fig. 31. *Equus caballus* L., jeune, n° 1880-761; 3^e molaire temporaire supérieure gauche, M^u. Coupe à 15 millimètres des cuspidés les plus élevées (vestibulaires). G. N. $\times 5/4$ environ.

Remarquer :

1° Que les deux chambres pulpaire (a) du côté externe (vestibulaire), (b) du côté interne (lingual), sont respectivement séparées en plusieurs chambres (2 externes, 3 internes) par la formation de dentine secondaire (vaso-dentine, Vd);

2° Du ciment remplit les tubes intermédiaires et le sinus.

L'ivoire est en grisé, l'émail en hachures verticales, la vaso-dentine en blanc et le ciment en pointillé. Les cavités pulpaire sont en noir. a, région antérieure. v, côté vestibulaire.

Il faut noter aussi que la chambre pulpaire ne reste pas telle que nous l'avons représentée figure 29. Avec l'âge, de la vaso-dentine la sépare en cinq chambres correspondant aux cinq cuspidés primitives; cependant, dans la région radiale, elle reste indivise, entourant les tubes intermédiaires ainsi qu'il a été dit.

2^o Molaire inférieure.

Pour la lecture de ce paragraphe, il faut garder sous les yeux la figure 27.

I. Les deux tubercules : lingual moyen (2) et disto-lingual (3) s'unissent par leur base.

II. Le tubercule mésio-lingual (1) s'unit au tubercule mésio-vestibulaire (4).

Le tubercule lingual moyen (2) s'unit au tubercule mésio-vestibulaire (4).

Le tubercule disto-lingual (3) s'unit au tubercule disto-vestibulaire (5).

Le tubercule mésio lingual (1) ne s'unit que très tard au tubercule lingual moyen (2).

En résumé, nous voyons ici se constituer d'abord une réunion longitudinale (antéro-postérieure)

2 à 3;

puis des réunions transversales :

1 à 4;

2 à 4;

3 à 5;

enfin, une réunion longitudinale très tardive 1 à 2, sur laquelle nous reviendrons.

Ces réunions peuvent se reconnaître sur une dent jeune complètement calcifiée, mais non abrasée, dont on n'a pu suivre le développement, ainsi que je l'ai signalé pour la molaire supérieure, les vallées les moins profondes étant celles qui correspondent aux unions les plus précoces.



Fig. 32. *Equus caballus* L., jeune, n° 1880-761; 3^e Molaire temporaire inférieure gauche M4. Coupe à 10 millimètres des cuspides les plus élevées. G. N. $\times 5/4$ environ.

La chambre pulpaire est unique. α et β , tubes intermédiaires incomplets. Mêmes indications qu'à la figure 31. A, région antérieure. L, côté lingual.

A 10 millimètres environ des tubercules les plus élevés, une coupe transversale sur une dent jeune montre une chambre pulpaire compliquée ainsi que deux tubes intermédiaires, α et β , non clos lingualement, par conséquent incomplets (sinus) (voir fig. 32).

A 22 millimètres, la paroi postérieure de la cuspide disto-lin-

gual (3) se montre unie à l'extrémité postérieure de la cuspide disto-vestibulaire (5), c'est-à-dire que le tube β est complété du côté lingual.

A 25 millimètres, la paroi postérieure de la cuspide mésio-linguale (1) se montre unie à la paroi antérieure de la cuspide linguale moyenne (2), de sorte que le tube α est complété également du côté lingual. Presque immédiatement au dessous, d'ailleurs, l'extrémité des tubes α et β se montre fermée basalement.

A un niveau plus inférieur encore, les parois externes de la chambre pulpaire sont rapprochées et constituent deux racines, l'une mésiale, l'autre distale.

En somme, la grande différence qui existe entre une dent jugale supérieure et une dent jugale inférieure c'est que la première présente deux tubes intermédiaires très nets et un sinus peu profond, tandis que la deuxième possède seulement deux sinus profonds ne constituant des tubes que sur quelques millimètres de hauteur.

Dans le groupe des Périssodactyles actuels, le seul genre à dents abrasées, puisque celles du Tapir ne le sont pas, est, outre le Cheval qui vient d'être étudié en détail, le *Rhinocéros* auprès duquel il faut placer le Daman.

2. LE RHINOCÉROS. *Rhinoceros simus* Burchell.

Le Rhinocéros présente, à l'âge adulte, la formule dentaire (dents jugales) suivante :

$$P \frac{4}{4} M \frac{3}{3}, \text{ et, qualitativement : } \frac{P^1 (?) P^2 P^3 P^4}{P_1 (?) P_2 P_3 P_4} + \frac{M^1 M^2 M^3}{M_1 M_2 M_3};$$

Comme chez le Cheval, un doute persiste en ce qui concerne l'interprétation de la première dent jugale qui, souvent, n'est précédée ou suivie d'aucune autre. J'ai interprété (voir page 53), chez le Cheval, cette dent (« dent de loup ») comme une première prémolaire. Doit-on l'interpréter ici de la même façon ? Ce n'est pas l'avis de Tomes qui y voit une première molaire déciduale. C'est infiniment probable ; mais nous pensons que pour se prononcer il faudrait ici se livrer à une étude spéciale et approfondie

(1) Voir TOMES : *loco citato*, p. 453.

sur une série d'individus jeunes, ce dont nous n'avons pas eu, pour encore, les éléments.

Pour l'étude des dents jugales non abrasées du *Rhinocéros*, j'ai eu à ma disposition un jeune *Rhinoceros simus* Burchell présentant une dentition de lait encore intraalvéolaire. La formule jugale de cette dentition lactéale est la suivante :

$$\frac{Ml^1(?) \ Ml^2 \ Ml^3 \ Ml^4}{Ml_1(?) \ Ml_2 \ Ml_3 \ Ml^5}$$

AU MAXILLAIRE SUPÉRIEUR, les molaires temporaires du *Rhinocéros* sont quadricuspides à l'état jeune avec 2 tubercules externes [mésio et disto-vestibulaires (1 et 2)] et 2 tubercules internes [mésio et disto-lingaux (3 et 5)] correspondant respectivement à ceux désignés de la même manière chez le Cheval. Le lingual moyen (4) a ici disparu.

Il faut noter que le *Rhinoceros simus* que je prends comme type de description est le plus compliqué de tous les *Rhinocéros* actuels au point de vue dentaire, et ceci en raison de sa grande taille (voir page 38).

Le mode de réunion des tubercules est ici un peu différent de ce que nous avons observé chez le Cheval.

1^o Les deux tubercules externes (1 et 2) se réunissent d'abord entre eux comme chez ce dernier.

2^o Il se produit ensuite trois réunions transversales :

A. Celle du tubercule antéro-interne (mésio-lingual) (3) au tubercule antéro-externe (mésio-vestibulaire) (1).

B. Celle du tubercule postéro-interne (disto-lingual) (5) au tubercule postéro-externe (disto-vestibulaire) (2).

Ces réunions se produisent dans toutes les espèces de *Rhinocéros* et font qu'une molaire de *Rhinocéros* est différente comme type d'une molaire de Cheval.

C. Celle du tubercule postéro-interne (disto-lingual) (5) avec le tubercule antéro-externe (mésio-vestibulaire) (1), réunion particulière au *simus* parmi les *Rhinocéros*.

3^o La réunion du tubercule postéro-interne (disto-lingual) (5) au tubercule antéro-interne (mésio-lingual) (3) ne se fait que très tard.

Il résulte de ces diverses réunions :

- 1° Une crête externe (*ectolophe* de la nomenclature d'Osborn);
- 2° Deux autres crêtes parallèles, l'une antérieure (*protolophe*), l'autre postérieure (*métalophe*) rencontrant la première (*ectolophe*) sous un angle légèrement aigu ouvert vers l'arrière. En raison de la double réunion B et C, la crête postérieure est bifide à sa racine. Il en résulte trois tubes intermédiaires α , β , γ , chez

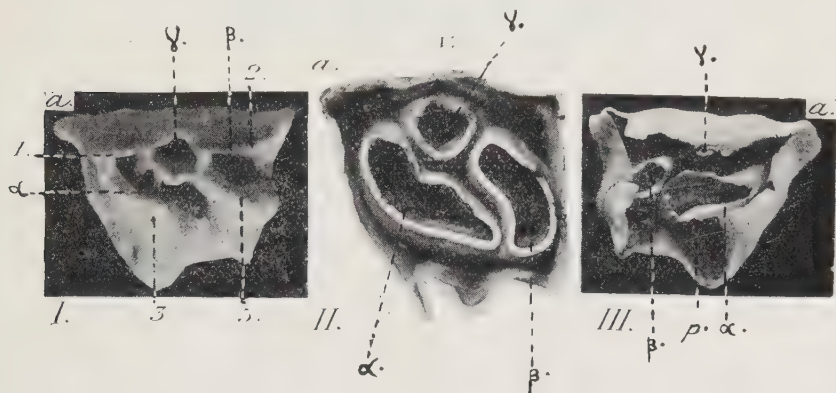


Fig. 33. De gauche à droite :

Rhinoceros simus Burchell, n° A. 2273 (jeune); 3^e molaire temporaire supérieure gauche, Mt³; face triturante cuspidée.

Rhinoceros simus Burchell, n° 1928-310 (adulte); 3^e molaire définitive supérieure gauche M³, face triturante abrasée.

Rhinoceros simus Burchell, n° A. 2273 (jeune); 3^e molaire temporaire supérieure gauche Mt³; vue inférieure. Les tubes intermédiaires α et β sont encore ouverts; le tube γ , déjà fermé, n'est pas visible sur la figure, parce qu'il est caché par la paroi vestibulaire de la dent.

p, cavité pulpaire; a, région antérieure; V, face vestibulaire.

Pour la signification des chiffres consulter le texte. G. N. $\times 2/3$.

le *Rhinoceros simus* alors qu'il n'y en a que deux, α et β , chez les autres *Rhinocéros*, γ étant confondu avec α (comparer la figure 33, I et II avec la figure 14, I). Chez le *Rhinoceros simus*, il faut noter que le tube γ se ferme basalement bien avant les autres.

Ce qui caractérise, en somme, la molaire temporaire supérieure du *Rhinocéros* (par exemple Mt³) par rapport à celle du Cheval, c'est la multiplicité et la précocité des réunions transversales, la disparition ou l'apparition tardive (sauf pour les cuspidés 1 et 2) des unions longitudinales.

Au MAXILLAIRE INFÉRIEUR, chaque molaire, à l'état non abrasé, présente d'abord deux tubercules externes ayant la forme de crêtes incurvées à concavité linguale.

De ces deux tubercules : l'un est antérieur et correspond au tubercule (4), mésio-vestibulaire du Cheval : l'autre est postérieur et correspond au tubercule (5), disto-vestibulaire du Cheval.

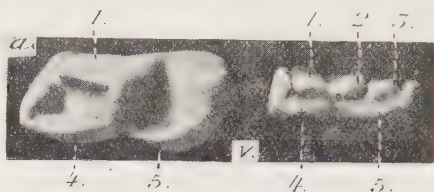


Fig. 34. De gauche à droite :

Rhinoceros simus Burchell, n° A. 2273 (jeune); 3^e molaire temporaire inférieure gauche, Mt₃; face triturante cuspidée. G. N. $\times 2/3$.

Equus caballus L. n° 1877-172 (jeune); 2^e molaire temporaire inférieure gauche, Mt₂; face triturante cuspidée. G. N. $\times 2/3$.

Le tubercule (1), mésio-lingual du Cheval subsiste à l'état de crête. Les tubercules (2) et (3) ont disparu. Il existe, en somme, deux sinus comparables aux sinus observés chez le Cheval, mais le pourtour en est largement ouvert du côté lingual et en avant. Cette disposition se voit très bien sur la table d'usure.

Nous comptons partir de ces bases pour étudier la dériviation les unes des autres des molaires des Périssodactyles.

β. LES RONGEURS

1. — GÉNÉRALITÉS.

Les Rongeurs qui, sauf exceptions occasionnelles et négligeables ⁽¹⁾, sont à régime végétarien, présentent, pour la plupart, des dents abrasées ⁽²⁾ à l'état adulte. Étant donné qu'elles s'abrasent précocement, ces dents sont nécessairement à croissance continue. Mais l'abrasion est plus ou moins complète suivant que la dent s'accroît plus ou moins vite.

Les dents jugales des Rongeurs sont très variées, non seule-

⁽¹⁾ Le Rat, par exemple, est omnivore, et, en quelque mesure, carnassier

⁽²⁾ Cependant, quelques groupes de Rongeurs, les Sciuridés en particulier, présentent des dents jugales non abrasées ou fort peu abrasées et qui ne le deviennent que tardivement.

ment quant à leur degré d'abrasion à l'état adulte, mais aussi quant à leur forme.

Les grandes différences que l'on observe au point de vue den-

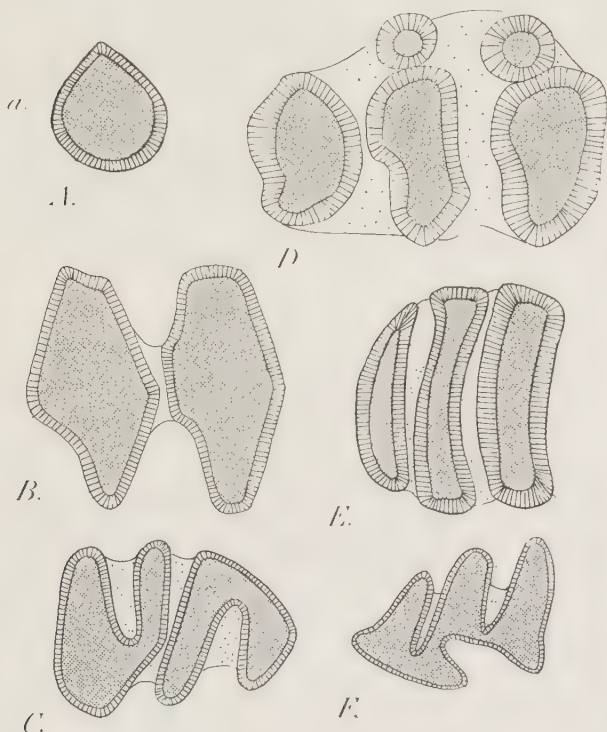


Fig. 35. DENTS JUGALES LOBÉES chez les Rongeurs (stades d'abrasion). G. N. $\times 10$ environ. a., côté antérieur; émail en traits parallèles; ivoire en grisé; cément en pointillé fin; en D, le pointillé espacé représente la surface de l'émail non encore atteinte par l'abrasion.

A. *Geomys* sp., n° A. 7.235. (Géomyidés); 1^{re} molaire supérieure gauche unilobée.

B. *Lagomys* (*Ochotona*) *alpina* Pall., n° A. 7708, (Ochotonidés); 2^e molaire inférieure gauche, bilobée.

C. *Loncheres semivillosa* Is. Geoffr., n° A. 7.672. (Octodontidés); 2^e molaire supérieure gauche, bilobée.

D. *Cricetomys gambianus* Waterh., n° 1921-237 (Muridés); 1^{re} molaire supérieure droite; 5 tubercules abrasés mais encore distincts.

E. *Otomys bisulcatus* F. Cuv., n° 1912-315 (Muridés); 1^{re} molaire supérieure gauche, trilobée.

F. *Abrocoma* sp., n° 1916-2 (Octodontidés). Prémolaire inférieure gauche, trilobée.

taire entre les diverses espèces paraissent surtout en rapport avec des différences de nourriture. « La connaissance des dents nous renseigne », comme l'a dit Cuvier, « sur le régime et sur les

mœurs de l'animal »; ceci semble particulièrement exact en ce qui concerne les Rongeurs.

Je ne m'occuperai, ici, que de l'évolution des dents jugales abrasées, dont l'état cuspidé, toujours constant, est extrêmement court (quelques jours ou même quelques heures), et très peu connu. La face triturante, primitivement cuspidée, devient donc rapidement, chez ces animaux, une table d'usure le plus souvent irrégulière, et, l'émail, s'usant beaucoup moins vite que l'ivoire, reconstitue en quelque sorte par les saillies qu'il fait au-dessus de la surface de ce dernier, des sortes de crêtes secondaires remplaçant les crêtes primitives formées de cuspides, mais dont la disposition est nécessairement tout autre, ainsi que nous le verrons.

La table d'usure des dents jugales présente des formes très diverses selon l'espèce considérée : simple et arrondie chez le *Geomys* (Geomyidés), elle est bilobée chez le *Cavia* (Caviidés), le

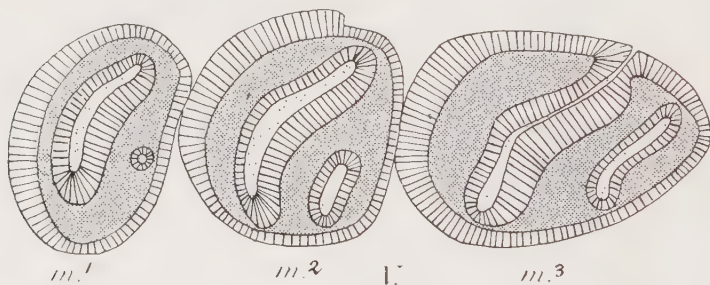


Fig. 36. — DENTS JUGALES TUBULÉES.

Tachyoryctes splendens Rupp. (Spalacidés), n° 1905-384; 1^{re}, 2^e, 3^e molaires définitives supérieures droites. V. face vestibulaire.

Émail : en traits parallèles;

Ivoire : en grisé;

Cément : en pointillé. G. N. $\times 10$, environ.

Lagomys (Ochotonidés), le *Loncheres* (Octodontidés), trilobée chez l'*Abrocoma* (Octodontidés), l'*Olomys* (Muridés), quinquelobée chez le *Cricetomys* (Muridés), multilobée chez l'*Hydrochærus* (Caviidés), le contour de ces lobes pouvant varier dans de très larges mesures (voir fig. 35).

Elle peut aussi présenter, comme nous l'avons vu chez le Cheval et le *Rhinocéros*, des cercles intérieurs d'émail (vides ou remplis de ciment) plus ou moins nombreux comme chez l'*Hys-*

Irix (Hystricidés), le *Dasyprocta* (Dasyproctidés) et le *Tachyoryctes* (Spalacidés) (dents tubulées desquelles nous parlerons plus loin) (voir fig. 36).

Les Rongeurs n'ont qu'un nombre restreint de dents jugales.

Bien que l'on discute encore sur l'ordre et le mode de disparition au cours de la phylogénie des prémolaires et, aussi, des molaires temporaires, il semble que, chez les Rongeurs, on puisse admettre que cette disparition qui aboutit à une absence totale ou partielle, suivant l'espèce envisagée, s'effectue toujours et sans exception d'avant en arrière; la présence d'une barre continue et complète séparant les incisives des dents

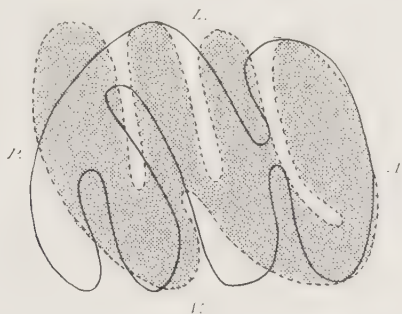


Fig. 37. — Schéma d'une molaire supérieure de *Castor fiber* L. dont la surface d'abrasion est en occlusion sur la surface d'abrasion de la molaire inférieure antagone. G. N. $\times 4$ environ.

En trait plein : 1^{re} molaire supérieure droite.

En trait pointillé : 1^{re} molaire inférieure droite (en grisé).

A, côté antérieur; P, côté postérieur; V, côté vestibulaire; L, côté lingual.

jugales, aussi bien chez le jeune que chez l'adulte, paraît d'accord avec cette interprétation.

Au point de vue dentaire, les Rongeurs présentent encore une autre particularité les distinguant des Ongulés Périssodactyles que nous avons étudiés dans le précédent chapitre. La majorité d'entre eux possèdent des dents jugales qui sont à l'état abrasé (et aussi à l'état cuspidé comme nous allons le voir) de forme et de taille semblables au niveau de l'un et de l'autre maxillaires. De plus, le dessin de ces dents étant le plus souvent très différent du côté palatin et du côté vestibulaire, on voit nettement que la disposition est inversée, quand on passe du maxillaire supérieur au maxillaire inférieur, et, que la partie située du côté

vestibulaire au maxillaire supérieur est devenue linguale au maxillaire inférieur, ainsi que le montre la figure 36 où une molaire supérieure de *Castor* est en occlusion sur la molaire inférieure antagoniste.

J'étudierai l'évolution des dents jugales :

1^o Chez quelques Rongeurs à dents bilobées :

Les CAVIIDÉS (*Dolichotis*, *Cavia*) et les PÉDÉTIDÉS (*Pedetes*).

Le LAGOSTOME (Chinchillidés).

Les LÉPORIDÉS.

2^o Chez un Rongeur à dents tubulées :

Le PORC-ÉPIC (*Hystrix*) (Hystricidés) que je prendrai comme type.

2. — LES RONGEURS A DENTS JUGALES BILOBÉES.

a. — Caviidés et Pédétidés.

Les dents jugales des Caviidés présentent un intérêt spécial : tandis que les autres Rongeurs, suivant la règle générale, ne possèdent pas de dents visibles à la naissance, les Caviidés (*Dolichotis*, *Cavia*) ont, à ce moment, des molaires déjà très évoluées. Ceci tient évidemment au fait que la gestation des Caviidés est très longue (deux mois, alors qu'elle n'est que d'un mois chez le Lapin, par exemple), et que, pour cette raison, ils naissent à un état de développement très avancé.

J'ai réuni, ici, les Pédétidés (*Pedetes*) aux Caviidés en raison de ce que, surtout à l'état cuspidé, leurs dents jugales se rapprochent beaucoup, comme forme, de celles du *Dolichotis* et du *Cavia*.

On ignore actuellement les affinités des Pédétidés et le fait que je signale ne peut pas servir à les préciser, car, ainsi que je le dirai plus loin, la disposition est inverse ⁽¹⁾ dans les deux familles. Il n'y a même pas là un cas de convergence, mais un simple rap-

(1) C'est-à-dire que ce qui, chez l'un, est interne, est externe chez l'autre.

prochement de forme que je fais ici pour faciliter mes descriptions.

Le développement dentaire du *Dolichotis* a été décrit par Rémy Saint-Loup en 1898 ⁽¹⁾, celui du *Cavia* par Marett Tims en 1901 ⁽²⁾, mais ces auteurs n'ont suivi l'évolution que d'une façon incomplète.

Je ne connais pas d'étude spéciale concernant le développement des dents jugales du *Pedetes*.

La formule dentaire jugale quantitative des Caviidés et des Pédétidés est la même :

1 ^{re} dentition en haut	Mt 1
Adulte.....	P $\frac{1}{1}$ + M $\frac{3}{3}$
1 ^{re} dentition en bas	Mt 1

1^o *Dolichotis patagonica* Shaw.

Je commencerai par le maxillaire inférieur pour la raison que celui que j'ai étudié, étant un peu moins avancé que dans le cas observé par Rémy Saint-Loup, son étude constitue un document nouveau.

Dents jugales inférieures. — Sur un fœtus de *Dolichotis*, n° 1907-227 (longueur maxima de la tête, 55 millimètres), on observe trois molaires Mt₄, M₁, M₂, qui sont, à ce stade (sauf M₁), intra-alvéolaires ; la 3^e molaire définitive, M₃, n'a point encore fait son apparition.

Mt₄ (molaire transitoire) est nettement cuspidée ; l'ensemble de la dent présente l'aspect de trois prismes triangulaires se terminant chacun par une sorte de pyramide, la cuspidée ; ces prismes, largement ouverts à leur extrémité radicale, sont accolés seulement du côté lingual par une arête commune.

Les deux autres molaires, qui sont définitives, M₁ et M₂, ont le même aspect, seulement elles sont composées de deux prismes au lieu de trois et, le sujet étant un peu plus âgé que nous l'eus-

⁽¹⁾ SAINT-LOUP (M. Rémy). *Loco citato*, page 19.

⁽²⁾ TIMS (H. W. Marett). *Loco citato*, page 19.

sions désiré, la cuspidé antérieure de M_1 a déjà fait son éruption et se trouve déjà légèrement abrasée; un fœtus plus jeune aurait évidemment eu toutes ses molaires intra-alvéolaires et cuspidées. L'abrasion se montre, ici, en rapport avec l'éruption, la non-abrasion, c'est-à-dire l'état cuspidé, étant en rapport avec la situation intra-alvéolaire (voir fig. 38).

Dans le cas étudié par Rémy Saint-Loup ⁽¹⁾, les deux tuber-

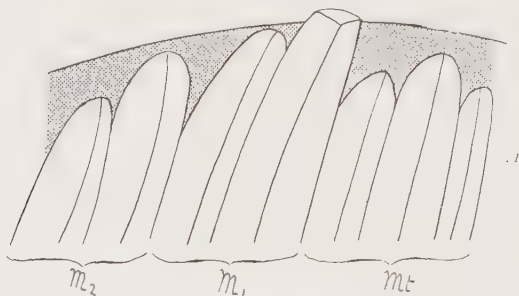


Fig. 38. — *Dolichotis patagonica* Shaw, n° 1907-227. Fœtus; longueur maxima de la tête : 55 millimètres. G.N. $\times$ 5.

Molaires inférieures droites vues par leur face vestibulaire. A, côté antérieur; la cuspidé antérieure de M_1 est abrasée.

Au lieu de Mt lire Mt_4 .

cules de M_1 étaient abrasés; son spécimen était donc un peu plus avancé que le mien.

Dents jugales supérieures. — Les molaires supérieures sont les mêmes que les inférieures et elles se trouvent sensiblement au même stade d'évolution, sauf que, comme dans le cas de Rémy Saint-Loup, les deux cuspidés de M^1 sont abrasées. Notons que Mt^4 (molaire transitoire supérieure) ne présente que deux cuspidés comme les autres dents jugales et non pas trois comme la molaire transitoire inférieure.

Rémy Saint-Loup ayant trouvé les deux cuspidés de M^1 abrasées aussi bien en haut qu'en bas en avait conclu à la possibilité de la transmission héréditaire de ce caractère.

En fait, les dents jugales du *Dolichotis* sont, comme celles de tous les Mammifères, cuspidées au moment de leur formation et de leur calcification intra-alvéolaire; ce qui le montre, c'est

⁽¹⁾ SAINT-LOUP (M. Rémy). *Loco citato*, page 19, pl. VII, fig. 4.

que la cuspidé postérieure de M_1 est vierge dans notre cas, alors qu'elle était abrasée dans celui de Rémy Saint-Loup. Il faut renoncer à trouver sur ce terrain un exemple d'hérédité des caractères acquis. L'abrasion des cuspidés ne se produit qu'après l'éruption qui a lieu bien avant la naissance; mais elle se poursuit d'une manière extrêmement rapide.

On peut se demander comment ces molaires ont pu s'abriter pendant la vie intra-utérine. Il est vraisemblable de penser que, puisqu'il existe des mouvements des membres *in utero*, il doit s'en produire aussi de la mâchoire inférieure qui aboutissent à l'usure des dents jugales dont la calcification est encore peu intense. Chez le *Dolichotis*, la première molaire définitive (M_1), évolue d'abord : sa cuspidé antérieure plus proéminente que la postérieure fait éruption la première : elle est aussi abrasée la première, ainsi que j'ai pu l'observer et que le montre la figure 38. On ne verrait d'ailleurs pas comment un organe adamantin pourrait aboutir à la formation d'une dent abrasée.

Il va de soi qu'à l'âge adulte, les molaires présentent une table d'usure trilobée pour la molaire temporaire inférieure (Mt_4), bilobée pour toutes les autres molaires dont nous avons parlé.

2^o *Cavia cobaya* Macgr.

Les dents jugales du fœtus de *Cavia* sont très comparables à celles du fœtus de *Dolichotis* où elles sont composées de deux ou trois prismes (suivant la dent considérée) qui se terminent chacun par une cuspidé du côté triturant.

Au moment de la naissance, on ne trouve de cuspidé à aucune dent jugale; les surfaces d'usure sont déjà constituées.

Marett Tims⁽¹⁾, n'ayant pas étudié de fœtus assez jeune pour présenter des molaires calcifiées et cuspidées, a pensé, conformément à l'opinion de Rémy Saint-Loup relativement au *Dolichotis*, que, par atavisme, toutes les dents du *Cavia* étaient abrasées avant même leur éruption ce qui, comme nous allons le voir, n'est pas exact.

(1) TIMS (H. W. Marett), Tooth genesis in the Caviidæ, *Journ of Linn. Soc.*, London. *Zool.*, 1901, p. 19.

Sur un fœtus de Cobaye, n° 1927-552-8 (longueur maxima de la tête : 29mm,5), on observe, au niveau du *maxillaire inférieur*, et, en procédant d'avant en arrière :

P₄, la prémolaire, déjà bien formée, mais à un stade beaucoup moins avancé que les autres dents jugales : elle est composée de trois prismes et présente par suite trois cuspidés (tandis que la même dent n'en a que deux au maxillaire supérieur).

Au-dessus et légèrement en arrière : Mt₄, la molaire temporaire qui, comme l'on sait, disparaît avant la naissance ; les 1^{re}, 2^e et

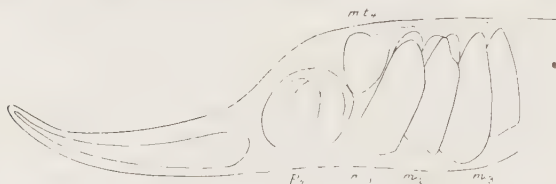


Fig. 39. — *Cavia cobaya* Macgr. n° 1927-552-8. Fœtus ; longueur maxima de la tête 29mm,5. G.N. $\times$ 5 environ ; molaires et prémolaires inférieures gauches vues par leur face vestibulaire ; aucune cuspide n'est abrasée.

3^e molaires définitives (M₁, M₂, M₃).

Toutes ces molaires : (M₁, M₂, M₃) sont constituées de deux prismes accolés dans leur région linguale et se terminant chacun par une cuspide très nette.

Sur un fœtus de Cobaye un peu plus âgé que le précédent, mais encore bien loin de la naissance, n° 1912-460 (longueur maxima de la tête : 33 millimètres), Mt₄, la molaire temporaire, et M₁, la première molaire définitive, ayant déjà fait leur éruption, sont abrasées au niveau de l'un et l'autre maxillaires.

Le cas du *Cavia* est donc le même que celui du *Dolichotis*.

3^o *Pedetes caffer* Illiger.

Les dents jugales du *Pedetes* ne font éruption que quelque temps après la naissance suivant la règle générale et contrairement à ce qui a été observé dans les deux cas précédents (1).

(1) ce qui éloigne évidemment les Pédétidés des Caviidés ; les premiers doivent avoir une gestation beaucoup plus courte que les seconds, rentrant ainsi dans la règle générale des Rongeurs. Voir page 82.

Elles sont formées de deux prismes se terminant chacun par une cuspidé; les cuspidés subsistent partiellement durant quelques semaines, l'usure étant relativement lente.

Rappelons que chez les Pédétidés la coalescence des prismes s'effectue du côté opposé à celui où elle se fait chez les Caviidés, de sorte que la surface d'usure présente une orientation inverse de celle du *Cavia* et du *Dolichotis*, ainsi que le montre la figure 40.

Chez le jeune *Pedetes*, au début de l'abrasion, la table d'usure forme deux lobes *lout à fait distincts* et réunis seulement par du ciment. Un aspect analogue existe également chez le *Doli-*

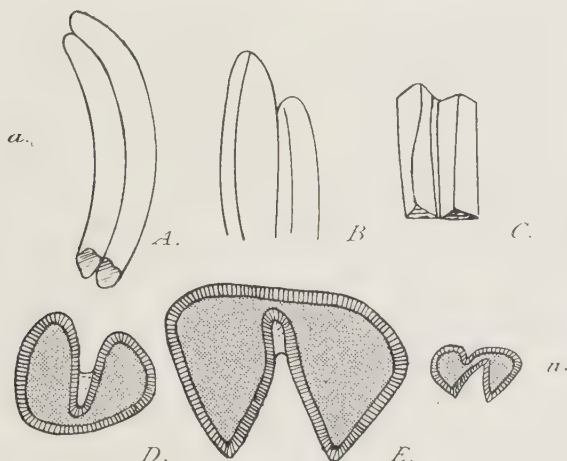


Fig. 40. — A, B, C, face vestibulaire de dents jugales jeunes de *Pedetes* (G.N. $\times 2$), de *Dolichotis* et de *Cavia*. (G.N. $\times 4$ environ), a, côté antérieur.

A. *Pedetes caffer* Illiger, n° 1927-120 (jeune); 3^e molaire (M_3) inférieure gauche en évolution et encore cuspidée.

B. *Dolichotis patagonica* Shaw. fœtus. n° 1907-227; 2^e molaire (M_2) inférieure gauche, cuspidée.

C. *Cavia cobaya* Macgr. fœtus. n° 1912-460; 2^me molaire (M_2) inférieure gauche, cuspidée.

D, E, F, face triturante abrasée de dents jugales de *Pedetes*, *Dolichotis*, *Cavia*. G.N. $\times 5$. a, côté antérieur.

D. *Pedetes caffer* Illiger. n° 1884-38, adulte; prémolaire supérieure droite (P^4).

E. *Dolichotis patagonica* Shaw. n° 1897. 389, adulte; prémolaire supérieure droite (P^4).

F. *Cavia cobaya* Macgr. n° 1928-64, fœtus; 2^e molaire supérieure droite (M^2).

Dans cette deuxième rangée de figures, le côté lingual ou palatin est en bas.

cholis et le *Cavia* (mais à l'état de fœtus et durant un temps très court, de sorte qu'on l'observe beaucoup moins aisément). Ce n'est que plus tard, lorsque l'abrasion aura atteint le niveau où les deux lobes sont coalescents (du côté vestibulaire au maxillaire

inférieur du *Pedetes*) que la table d'usure présentera l'aspect bilobé caractéristique des genres envisagés.

En résumé, les dents jugales des Caviidés et des Pédétidés, bilobées ou trilobées après leur abrasion, sont toujours, avant leur éruption, constituées chacune de 2 ou 3 cuspides suivant la dent considérée, ces cuspides étant alignées dans le sens antéro-postérieur.

b. Lagostomus trichodactylus Brookes (Chinchillidés).

Le *Lagostomus trichodactylus* Brookes (Viscache), seule espèce actuelle du genre, a pour formule dentaire jugale quantitative :

1 ^{re} dentition en haut	Mt 1
Adulte.....	P $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$
1 ^{re} dentition en bas	Mt 1

Chacune des dents permanentes (prémolaire et molaires) présente deux lobes abrasés réunis entre eux du côté vestibulaire pour le maxillaire supérieur, du côté lingual pour le maxillaire inférieur par un faible pont d'ivoire; ces lobes sont séparés par une très mince couche de ciment. Seule, la troisième molaire

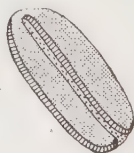


Fig. 41. — *Lagostomus trichodactylus* Brookes. Schéma 1^{re} molaire supérieure gauche M¹ (G.N. $\times 3$), pour montrer la disposition des parties au niveau de la surface d'abrasion chez un adulte. Émail en traits parallèles; ivoire en grisé; ciment en pointillé — le côté antérieur est à gauche. A noter que l'axe de la surface triturrante est franchement oblique par rapport à l'axe du crâne.

supérieure (définitive), M³, possède trois lobes, un lobe complémentaire à section triangulaire s'étant ajouté en arrière. De plus, il faut signaler que l'émail n'existe pas tout autour de la couronne des dents jugales mais seulement sur la face antérieure des lobes au maxillaire supérieur, et sur leur face postérieure à la mandibule ⁽¹⁾ (voir fig. 41).

⁽¹⁾ Il est à supposer que dans la dent jeune le revêtement d'émail était continu mais qu'à partir d'un certain moment de l'évolution dentaire, l'émail a cessé de se produire, si ce n'est sur une portion restreinte de la circonférence de la dent, et, cela,

Je n'ai eu à ma disposition, pour cette étude, outre un assez grand nombre de crânes adultes, qu'un seul fœtus [n° 1912-89, longueur du corps (sans compter la queue), 90 mm, longueur de la tête, 34^{mm},5. A part les vibrisses qui sont déjà développées, ce fœtus ne possède aucun poil; les ongles sont déjà bien visibles. Le cordon ombilical, long de 43 millimètres, relie le fœtus à un placenta de forme discoïdale ayant 22 millimètres de diamètre en moyenne].

Au niveau des maxillaires de ce fœtus, on observe, avant toute dissection, que la molaire transitoire (Mt4) aussi bien en haut qu'en bas, a déjà légèrement percé la gencive (¹).

Après dissection des maxillaires et éclaircissement dans l'essence de girofle, on voit nettement, au MAXILLAIRE SUPÉRIEUR (voir fig. 42), d'avant en arrière : la prémolaire (P⁴) à l'état de sac dentaire; la molaire transitoire (Mt⁴) qui a, comme je l'ai dit, commencé son éruption; la première molaire définitive M¹ déjà bien calcifiée; la seconde molaire M² à l'état de sac dentaire (non représenté sur la figure 42). La troisième molaire n'est pas encore ébauchée.

Molaire transitoire (Mt⁴). — Elle est formée de deux lames dentaires aplaties dans le sens labio-lingual et dirigées d'avant en arrière, l'une étant franchement vestibulaire et l'autre franchement linguale.

La lame vestibulaire est entière et se termine par une seule cuspide (a); la lame linguale se divise, non loin du sommet, en

en raison de la persistance d'un reste d'organe adamantin. C'est de cette manière que l'on peut aussi expliquer la présence d'une bande externe d'émail sur les défenses de certains Mastodontes (Voir R. ANTHONY. Mémoire en cours de publication sur le développement des incisives des Proboscidiens) et la présence de la bande d'émail antérieure de l'incisive des Rongeurs. (Th. H. MAC GILLAVRY. Les dents incisives du *Mus decumanus*. Arch. Néerlandaises des Sc. exactes et naturelles. T. X, 1875). Nous verrons, en outre, que les dents jugales des Léporidés présentent une disposition analogue à celle des Chinchillidés.

(¹) Il existe un procédé de coloration systématiquement employé au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum pour l'étude du cerveau et que je préconiserai aussi pour l'étude des dentitions fœtales. Si l'on place un fragment de cuivre métallique dans la solution de formol où est conservé un fœtus, il se forme, au contact de l'acide formique que toute solution de formol contient, du formiate de cuivre qui colore, à la longue, les tissus calcifiés (os et dents) électivement en vert en donnant naissance à des phosphates et à des carbonates de cuivre. Ce procédé m'a permis d'étudier avec beaucoup de détails les dents de ce fœtus de Viscache; les parties les plus calcifiées étaient plus colorées que les autres et l'extrémité des cuspidés déjà sorties de la gencive se voyaient en vert très sombre.

deux cuspides arrondies, l'une antérieure (*b*), l'autre postérieure (*c*), très peu accusées.

La vallée qui sépare les deux lames est bien plus profonde que l'encoche entre les deux cuspides (*b* et *c*) de la lame palatine, ce qui indique que ces deux cuspides se sont réunies avant les deux lames.

La forme et l'orientation de Mt^4 sont inconnues à l'état abrasé et je n'ai pu me procurer de jeune *Lagostome* présentant encore cette molaire temporaire. Je me contente de noter ici que l'orientation longitudinale de cette dent chez le fœtus est différente de celle de la prémolaire P^4 (à l'état ici de sac dentaire) qui la remplacera et dont la surface triturante a son grand axe dirigé obliquement d'arrière en avant et de dedans en dehors, comme dans les molaires définitives.

Première molaire définitive (M^1). — Elle est formée également de deux lames, mais ces lames sont orientées autrement que dans la dent précédente et de la même façon qu'elles le sont



Fig. 42. — *Lagostomus trichodactylus* Brookes, fœtus, n° 1912-89. Dents jugales supérieures gauches G. N. $\times 5$ environ. Vue supérieure et un peu vestibulaire. Sur le dessin on ne peut se rendre compte de ce que la molaire transitoire Mt^4 a déjà fait éruption; d'autre part, M^2 à l'état de sac dentaire n'a pas été représentée.

dans la dent adulte : l'une de ces lames est antérieure, l'autre postérieure, toutes deux dirigées dans le sens labio-lingual d'arrière en avant et de dedans en dehors. Elles sont aplaties dans le sens perpendiculaire à celui de leur direction et réunies du côté vestibulaire.

La lame antérieure se termine par une large et unique cuspid (*a*). La lame postérieure se divise en deux cuspides à peu de distance du sommet, l'une de ces cuspides étant vestibulaire (*c*), l'autre linguale (*b*).

On aperçoit aussi une cuspid supplémentaire (*d*) située du

côté vestibulaire et qui se rattache à la lame postérieure (faisant face à la cuspidé *b*).

Au MAXILLAIRE INFÉRIEUR (voir fig. 43), la forme et la disposition est la même avec cette seule différence qu'il y a inversion, ce qui est, comme je l'ai dit, une règle générale chez les Rongeurs.

En résumé, les dents jugales du *Lagostomus* se présentent à l'état adulte formées de deux lobes (trois lobes dans M^3), dont le



Fig. 43. — *Lagostomus trichodactylus* Brookes, fœtus, n° 1912-89. Mâchoire inférieure droite (G. N. $\times 5$ environ). Vue linguale. M_2 n'est pas représentée. Les parties dentaires intra-alvéolaires sont en grisé, ce qui permet de se rendre compte de ce que le lobe lingual unicuspidé de Mt_4 n'a point encore fait éruption, alors que le lobe vestibulaire bicuspidé est hors de la gencive. De même, les deux lobes transversaux de M_1 ont déjà fait éruption.

grand axe est dirigé dans un sens presque transversal. A l'état jeune, c'est-à-dire avant l'abrasion, on voit ces lobes constitués : l'antérieur d'une seule cuspidé, le postérieur de deux cuspides alignées transversalement. La molaire temporaire Mt_4 , à laquelle la prémolaire P_4 se substitue, est également composée de deux lobes, mais dont le grand axe est dirigé dans le sens longitudinal et qui sont l'un vestibulaire, l'autre lingual ; le lobe vestibulaire ne comporte qu'une seule cuspidé, mais le lobe lingual en comporte deux alignées longitudinalement (¹).

c. Léporidés.

Les Rongeurs ont, en général, les dents inférieures semblables aux supérieures ainsi que nous l'avons dit déjà. Quelques Simpli-

(¹) Ce cas est à rapprocher de celui du *Mœritherium* que nous signalerons au iv^e chapitre.

cidentés font exception à cette règle : tel est, par exemple, l'*Abrocoma* parmi les Octodontidés. Mais le dimorphisme dentaire d'un maxillaire à l'autre atteint son maximum chez les Rongeurs duplicités : *Lepus* et *Lagomys*.

Les *Lagomys* étant des animaux rares dont je n'ai pu me procurer de fœtus, je n'étudierai, ici, que les Léporidés. Leurs dents jugales (de première et de deuxième dentition) ont été décrites par Owen (¹), mais seulement à l'état abrasé, puis par M. F. Woodward

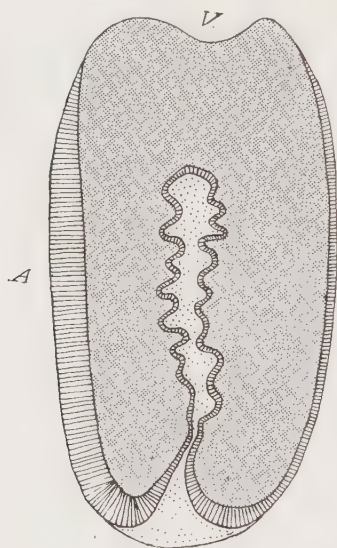


Fig. 44. — *Lepus timidus* L. adulte, n° 1873-420. G. N. $\times 10$.

3^e prémolaire supérieure gauche (P⁴), face triturante abrasée. Émail en traits parallèles; ivoire en grisé; ciment en pointillé.

A. Région antérieure. — V. Région vestibulaire.

ward (²) qui a considéré un fœtus peu avant la naissance, mais n'a fait des molaires transitoires à l'état cuspidé qu'une description sommaire, s'étant intéressé surtout aux incisives.

(¹) OWEN R. Comp. Anat. Vert. Vol. III, 1858, p. 356.

(²) WOODWARD M. F. On the Milk Dentition of the *Procavia capensis* and of the Rabbit, with remarks on the relation of Milk and Permanent Dentitions of the Mammalia. *Proc. Zool. Soc. of London*, 1892.

Il ne faut pas oublier que le *Procavia* est l'*Hyrax* (Daman) qui est un Périssodactyle n'ayant rien de commun avec les Rongeurs (voir page 38).

Chez le *Lepus*, la formule dentaire jugale quantitative est, comme l'on sait :

Dentition transitoire, en haut.....	Mt 3
— définitive (adulte)	P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$
— transitoire, en bas	Mt 2

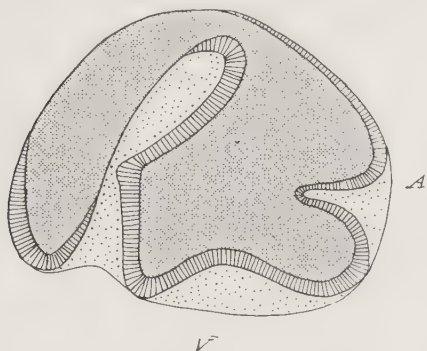


Fig. 45. — *Lepus timidus* L. adulte, n° 1925-246. G. N. $\times 10$.

1^{re} prémolaire inférieure droite (P_3), face triturante abrasée. Email en traits parallèles; ivoire en grisé; ciment en pointillé.

A, région antérieure. — V, région vestibulaire.

AU MAXILLAIRE SUPÉRIEUR, les dents jugales, à l'état abrasé, sont bilobées. La 3^e prémolaire F^4 , la 1^{re} et la 2^e molaires, M^1

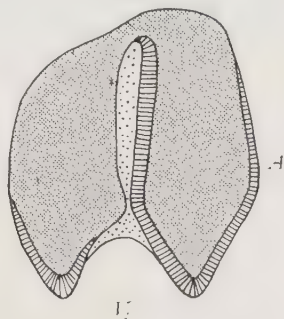


Fig. 46. — *Lepus timidus* L. adulte, n° 1925-246 G. N. $\times 10$.

2^e prémolaire inférieure droite (P_4), face triturante abrasée. Émail en traits parallèles; ivoire en grisé; ciment en pointillé.

A, région antérieure. — V, région vestibulaire.

et M^2 , sont les plus caractéristiques. Du côté vestibulaire, un large pédicule réunit les deux lobes dont les faces en regard présentent des sinuosités nombreuses.

L'émail, très épais au niveau de la face mésiale du lobe antérieur, est plus mince partout ailleurs et inexistant sur la face vestibulaire (voir fig. 44).

Au MAXILLAIRE INFÉRIEUR, les dents jugales ont, à l'état abrasé, une surface triturante formée de deux lobes réunis par un pédicule étroit du côté lingual; le dessin de cette face triturante varie un peu suivant la dent considérée. C'est ainsi que la 1^{re} prémolaire, P_3 (voir fig. 45), présente toujours un grand lobe mésial (ou antérieur), largement sinueux, et, un plus petit lobe distal (ou postérieur), simple, tandis que les autres dents (voir fig. 46) ont leurs deux lobes presque semblables et non sinueux. L'émail, très développé autour du lobe antérieur, existe aussi au niveau de la face externe ou vestibulaire du lobe postérieur, mais il est absent partout ailleurs.

Au niveau de l'un et l'autre maxillaire, du ciment réunit les lobes dentaires, comblant ainsi les sinuosités.

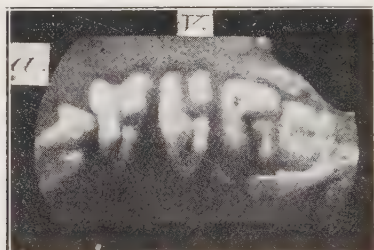


Fig. 47. — *Lepus timidus* L., fœtus près de la naissance, n° 1882-539.

Série des dents jugales supérieures gauches (cuspidées); face triturante.

D'avant en arrière Mt^2 , Mt^3 , Mt^4 , M^1 , M^2 ; G. N. $\times 20$ (environ). M^3 n'a point encore fait éruption.

a, région antérieure. — v, région vestibulaire.

Un fœtus de Lièvre (*Lepus timidus* L.), n° 1882-539, dont la longueur maxima de la tête est de 36 millimètres, possède au MAXILLAIRE SUPÉRIEUR trois molaires transitoires, et deux définitives (la 3^e, généralement atrophique, n'ayant point encore fait éruption) (voir fig. 47); je ne m'occuperai pas de ces deux dernières.

La première molaire transitoire, Mt^2 , présente deux cuspides principales : l'interne étant beaucoup moins volumineuse que l'externe; à quelques dixièmes de millimètre de leurs sommets, ces cuspides s'unissent transversalement.

La deuxième molaire transitoire, Mt^3 , de même que la troisième, Mt^4 , ont, l'une et l'autre, quatre cuspides nettes, deux internes (linguales) et deux externes (vestibulaires). Les deux externes s'unissent entre elles tout d'abord, puis, à deux ou trois dixièmes de millimètre plus bas, l'antéro-externe s'unit à l'antéro-interne, et la postéro-externe à la postéro-interne.

Deux lobes transversaux unis du côté externe se trouvent ainsi constitués. L'usure résultant de la mastication fait nettement apparaître la disposition de ces lobes, aussi bien chez le Lapin [*Lepus (Oryctolagus) cuniculus* L.] que chez le Lièvre.

Il est intéressant de noter qu'au niveau où j'ai fait artificiellement une coupe de la 2^e molaire temporaire supérieure (Mt^3) chez un jeune Lapin, n° A 7714 (voir fig. 48), l'émail entoure complètement la dent, mais est très mince du côté externe (ou



Fig. 48. — *Lepus (Oryctolagus) cuniculus*, n° A. 7714, jeune. G. N. $\times 10$ environ.

2^e Molaire temporaire supérieure droite Mt^3 : émail en traits parallèles; ivoire en grisé; ciment en pointillé. Coupe faite artificiellement.

A, région antérieure. — V, région vestibulaire.

vestibulaire) et du côté postérieur. Les molaires définitives ne présentent pas d'émail, comme on l'a vu, ni du côté externe ni du côté postérieur à l'état abrasé (voir fig. 44). Ceci tient, sans doute, à ce que les molaires définitives étant des dents à croissance continue, la partie coronaire vraisemblablement complètement recouverte d'émail dans la dent jeune, cuspidée, se trouve éliminée à l'état adulte, l'émail n'étant plus sécrété que dans des régions localisées ⁽¹⁾.

Au MAXILLAIRE INFÉRIEUR, j'ai constaté chez un fœtus de Lièvre un peu moins avancé que le précédent (n° 1882-540; longueur maxima de la tête : 34 millimètres) que, dans les molaires transitoires, qui sont allongées dans le sens antéro-pos-

(1) Voir à propos de la Viscache, page 88, note 1.

térieur, la surface triturante est bien différente de celle des molaires supérieures.

Les deux molaires transitoires inférieures, Mt_3 et Mt_4 , sont garnies de nombreux tubercules dont certains peuvent être considérés comme de simple complication ⁽²⁾. Parmi ceux que possède la *première*, Mt_3 , il en est cinq qui sont plus volumineux que les autres (tubercules principaux) : l'un est antérieur et a la forme d'une crête transversale; les quatre autres, dont deux sont externes (vestibulaires), et deux internes (linguaux), s'unissent entre eux transversalement : l'antéro-externe se joi-

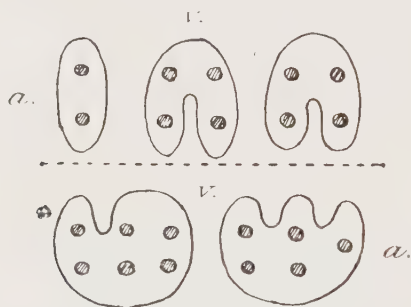


Fig. 49. — Schéma des molaires temporaires (gauches) supérieures (en haut) et inférieures (en bas) du *Lepus* pour montrer la position des cuspides originelles et leur mode de réunion. *a.*, côté antérieur; *v.*, côté vestibulaire.

gnant à l'antéro-interne et le postéro-externe au postéro-interne. Il se constitue ainsi trois lobes libres du côté externe dont on constate facilement la présence sur une coupe passant à cinq dixièmes de millimètre environ du sommet des cuspides.

Parmi les tubercules de la *deuxième molaire*, Mt_4 , il y en a six plus proéminents que les autres et qui peuvent également être considérés comme principaux : trois externes et trois internes. Ils s'unissent deux à deux en trois crêtes transversales à quelques dixièmes de millimètre de leur sommet. Mais, comme l'union de la crête antérieure et de la crête moyenne est très précoce, il ne se constitue, finalement, que deux lobes : l'un postérieur surmonté des deux cuspides postérieures, l'autre antérieur compor-

⁽²⁾ Nous reviendrons dans le Chapitre de nos conclusions sur ces tubercules que nous appelons « de complication » ou « secondaires accessoires ».

tant les quatre autres cuspidés. Ces lobes sont réunis du côté interne (comme les lobés de la première molaire).

Puis, le ciment vient combler les sinus qui séparent les lobes (1).

En résumé, les dents jugales de 1^{re} dentition des Léporidés sont constituées d'une double rangée de cuspidés qui s'unissent d'abord dans le sens transversal au maxillaire inférieur puis dans le sens longitudinal, ces crêtes restant libres du côté externe.

Au maxillaire supérieur, il se fait une réunion longitudinale précoce (du côté externe), puis des réunions dans le sens transversal aboutissant à des crêtes transversales qui restent libres du côté interne (voir fig. 49).

3. — LES RONGEURS A DENTS JUGALES TUBULÉES.

Nous allons maintenant étudier ce que nous appelons les Rongeurs à dents tubulées et qui a déjà fait l'objet d'un travail préliminaire en 1931 (2).

Lorsque, chez certains Rongeurs à dents abrasées, on examine les dents jugales par leur face triturante, on s'aperçoit de ce qu'elles présentent des sortes de tubes soit vides, soit remplis de ciment, et dont la paroi intérieure est constituée par de l'émail.

Cette disposition, dont nous avons déjà parlé à propos des Ongulés, avait fait dire à Cuvier (3) que les molaires des Pacas, des Agoutis, des Castors, des Porcs-épics offrent de grandes difficultés de description; elle avait été également signalée en 1854 (4), mais non expliquée, par Paul Gervais.

Elle ne peut l'être, ici comme chez les Ongulés, que par l'étude du développement.

(1) Les molaires transitoires, sont remplacées vers l'âge de trois semaines, par les prémolaires dont le sac folliculaire est déjà bien visible au niveau de la mâchoire inférieure chez le Lapin nouveau-né (n° 1922-1).

(2) FRIANT M. Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs. *Arch. d'Anat. d'Hist. et d'Embryol.*, 1931.

(3) CUVIER G. Recherches sur les ossements fossiles, 1812.

(4) GERVAIS P. Histoire naturelle des Mammifères.

Dans les groupes de Rongeurs dont nous venons de parler, la formule dentaire jugale quantitative est toujours :

1 ^{re} dentition, en haut.....	Mt 1
Adulte.....	$P \frac{1}{1} + M \frac{3}{3}$
1 ^{re} dentition, en bas.....	Mt 1

La seule prémolaire existante en haut comme en bas est P4, de même que la molaire temporaire à laquelle elle se substitue est Mt4.

Chez les Spalacidés, cependant, qui entrent aussi dans la catégorie, la molaire temporaire et la prémolaire ne se développent pas.

Il faut aussi noter que, dans ces groupes, les dents jugales, qu'il s'agisse de prémolaires ou de molaires, se ressemblent toujours chez l'adulte à l'intérieur d'une même espèce, et que la molaire temporaire ressemble aussi à la prémolaire qui se substitue à elle.

a. — *Hystrix*.

Nous prendrons le Porc-Épic (*Hystrix*) comme type de description ⁽¹⁾.

Chez l'*Hystrix*, le volume de la prémolaire et des molaires est sensiblement le même. Toutefois, la troisième molaire (M3) est souvent un peu plus petite que les autres.

Soit la molaire temporaire supérieure droite Mt⁴ (voir fig. 50).

I. Chez un fœtus de *Hystrix cristata* L. (n° A. 7793) (longueur maxima de la tête = 42 millimètres), le sommet de la couronne de cette dent est seul calcifié, présentant une vingtaine de tubercules à peu près d'égales dimensions, tous réunis les uns aux autres et ayant commencé à se calcifier simultanément ou presque, ce dont on peut juger par le fait qu'ils sont à peu près

(1) LESBRE F. X., qui a fait une monographie du Porc-Épic [Contribution à l'anatomie du Porc-Épic commun (*Hystrix cristata* L.): *Ann. du Mus. d'Hist. nat. de Lyon*, 1906, n'a considéré, en ce qui concerne les dents jugales, que leur état adulte (abrasé). Cependant Marett Tims, dès 1901, avait signalé que la prémolaire de l'*Hystrix leucura* Sykes (Camb. Zool. Mus. 861, D.) est nettement multituberculée avant son éruption. Tooth genesis in the Cavidæ. *Journ. of Linn. Soc. London. Zool.*, 1901, p. 283).

aussi avancés en développement les uns que les autres; au stade envisagé, ces tubercules sont réunis, mais ils étaient certainement séparés à un stade antérieur que nous n'avons pu constater faute de matériaux. La réunion s'effectue très près des sommets des tubercules et elle se présente de manière à constituer trois travées transversales recourbées, que nous nommerons provisoirement lobes, avec concavité dirigée vers l'avant (vers l'arrière pour la dent inférieure); du côté externe (vestibulaire), ces travées rejoignent une autre travée de tubercules qu'on peut, provisoirement aussi et pour faciliter la description, appeler lame périphérique et qui circonscrit, en quelque sorte et incomplètement, la face triturante. Cette lame périphérique décrit une ellipse dont les deux extrémités se croisent sans cependant se confondre sur une petite longueur du côté palatin ou lingual : sur la dent inférieure, le corps de la lame est du côté lingual et le croisement de ses extrémités du côté vestibulaire. La lame périphérique et les lobes limitent dans leur concavité des espaces : 2, 3, 4, 5, communiquant les uns avec les autres. Il existe encore un espace (1) à l'endroit où les deux extrémités de la lame périphérique L se croisent (voir fig. 50, A).

Bien entendu, la cavité pulpaire correspond seulement à la lame et aux lobes, c'est-à-dire aux parties garnies de tubercules.

Ces diverses parties me semblent pouvoir être interprétées de la manière suivante : les deux extrémités antérieure et postérieure de la lame périphérique et les trois lobes sont, en somme, 5 crêtes transversales plus ou moins recourbées, au lieu d'être rectilignes, et réunies du côté vestibulaire (ce qui est à comparer avec ce que l'on constate chez les Léporidés (voir par exemple fig. 47 et 49). Ces crêtes sont garnies de tubercules nombreux sans qu'on puisse dire, à la vérité, quels sont, parmi ces tubercules, ceux que l'on doit considérer comme primitifs; mais étant donnée la largeur de la dent, il semble qu'ils doivent être deux par crête à l'origine.

II. Quelques jours après la naissance (*Hystrix cristata* L. n° 1875-627), la dent s'allonge, la lame périphérique et les lobes, libres encore sur le plan de trituration, se rejoignent à quelques millimètres de ce plan et se soudent de telle façon que les espaces,

Fig. 50. — *Hystrix*. — Évolution des molaires (Schémas).

v. = côté vestibulaire; *p.* = côté palatin; *a.* = côté antérieur. Dans les images D., E., F., G., H. : émail en hachures, ivoire en grisé.

Pour la signification des autres lettres et des chiffres, voir le texte. Les figures A., C., D., E., F., G., H. ont la même orientation; il en est de même de B qui semble inversée, par ce qu'au lieu d'être une face triturante comme les précédentes c'est une face radicale. Dans les figures A. et C. représentant des dents jeunes, non abrasées, par leur face triturante, les ponts qui séparent les espaces intermédiaires 3 et 4 du vestibule sont à un niveau plus bas que le reste de la couronne, ce qui n'a pu être représenté. G.N. $\times 4$ environ.

Molaire temporaire supérieure (Mt⁴) droite.

A. — *Hystrix cristata* L., fœtus, n° A. 7793 : 1^{er} stade, face triturante.

B. — *Hystrix* sp., jeune, n° 1875-627 : 2^e stade, face basale ou radicale.

C. — *Hystrix* sp., jeune, n° 1875-627 : 2^e stade, face triturante.

I. — *Hystrix* sp., jeune, n° 1875-627 : 2^e stade, face palatine, montrant la trace de la réunion des extrémités de la lame périphérique.

D. — *Hystrix Daubentonii* F. Cuv., n° 1922-452 : dent abrasée, face triturante, stade des sinus.

E. — *Hystrix cristata* L., n° 1903-750 : dent abrasée, face triturante, sinus et deux tubes intermédiaires.

F. — *Hystrix cristata* L., n° 1905-324 : dent abrasée, face triturante, trois tubes en section.

G. — *Hystrix africæ australis* Peters, n° A. 2524 : dent abrasée, face triturante état ultime, 5 tubes.

K. — *Hystrix* sp., n° 1835-500 : 4^e stade, face vestibulaire; les racines sont constituées.

Prémolaire supérieure (P⁴) droite.

H. — *Hystrix* sp., n° 1900-424 : dent abrasée, face triturante, 5 tubes.

Première molaire définitive inférieure (M₁) droite.

J. — *Hystrix cristata* L., n° A. 7776 : 3^e stade, face vestibulaire, après ablation de la paroi externe pour montrer les tubes intermédiaires dont les uns sont fermés, les autres ouverts.

Extrait de M. FRIANT. Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs et leur explication. *Archives d'Anat. d'Hist. et d'Embryol.*, 1931.

Fig. 51. — *Hystrix cristata* L., n° A. 7776. G.N. $\times 3$.

Première molaire définitive supérieure (M¹) droite, 2^e stade.

A. — Face triturante cuspidée.

B. — Face radicale montrant les tubes intermédiaires dont les uns sont fermés, les autres ouverts.

Molaire temporaire supérieure (Mt⁴) droite.

C. — Dent complètement développée, mais non encore sortie de l'alvéole. Face triturante cuspidée.

Extrait de M. FRIANT. Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs et leur explication. *Archives d'Anat. d'Hist. et d'Embryol.*, 1931.

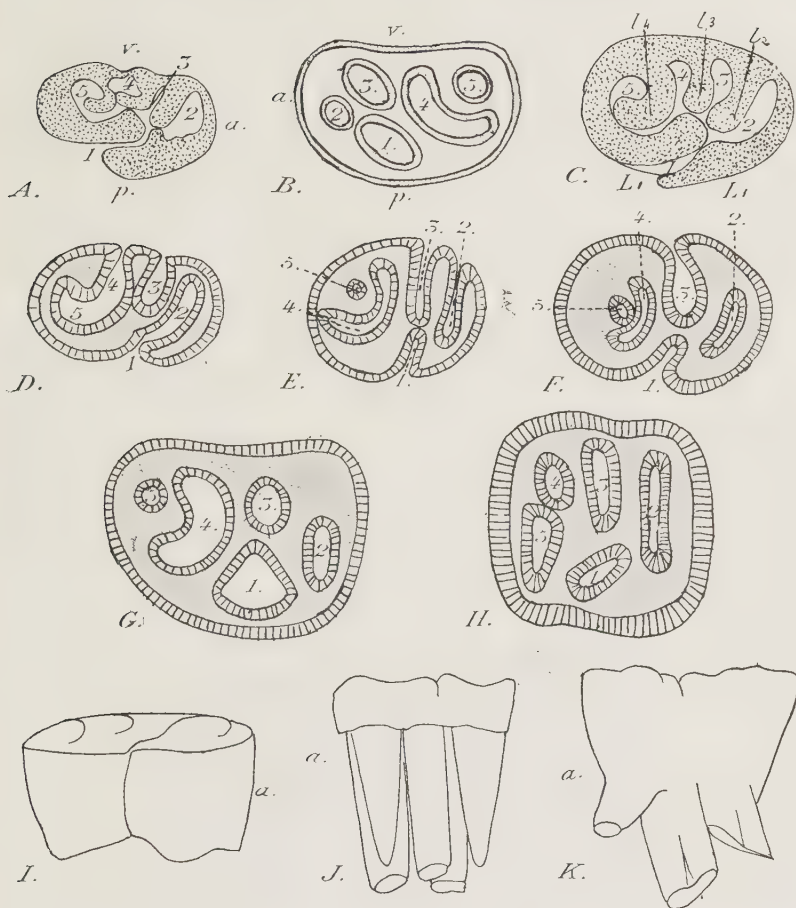


Fig. 50.



Fig. 51.

d'abord communiquant les uns avec les autres, deviennent des espaces clos et ainsi se constituent (puisque ces espaces sont encore ouverts du côté radical), cinq à six tubes très courts complètement isolés de la lame externe formant le contour pariétal (voir fig. 50 B., C.)

III. Peu à peu, les tubes ainsi constitués s'allongent, puis se ferment du côté radical (voir fig. 50 J.)

IV. Plus tard encore, les racines, qui se constituent au nombre de trois, se forment par allongement de la dent (voir fig. 50 K.).

A mesure que la dent s'usera, le plan de trituration se rapprochera du niveau où les espaces sont devenus des tubes, pour venir enfin coïncider avec lui (voir fig. 50, E., F., G., H.).

La prémolaire et les molaires définitives ont une évolution analogue à celle de la molaire transitoire.

Dans ces diverses dents, les tubercules s'abrasent par l'usage



Fig. 52. — *Hystrix cristata* L. n° A. 2524. Molaire temporaire (Mt⁴) et première molaire définitive (M¹) supérieures droites à l'état abrasé. G.N. $\times 3$ environ.
a, région antérieure; V, face vestibulaire.

et la surface triturante devient une table d'usure dont le dessin présente, d'abord, beaucoup d'analogie avec celui de la surface cuspidée primitive. La principale différence, et qui n'est qu'apparente, consiste en ce que les ponts qui séparent les espaces intermédiaires 3 et 4 du vestibule étant, sur la dent cuspidée, à un niveau plus bas que le reste de la couronne ne sont pas, au début, intéressés par l'abrasion et qu'il en résulte, sur la surface triturante, l'existence de véritables sinus correspondant aux espaces 3 et 4 qui communiquent ainsi avec le vestibule (voir fig. 50 D.).

Puis, l'usure se poursuivant, ces sinus se trouvent peu à peu

transformés en espaces clos. A ce moment, le niveau où la lame et les lobes étaient réunis se trouvant être atteint, la surface de trituration se présente comme constituée de cinq flots qui figurent la coupe des tubes intermédiaires complètement isolés de la lame de contour (voir fig. 50 *D.*, *E.*, *F.*, *G.*, *H.*).

Néanmoins, on voit le plus souvent persister, du côté palatin, pour les molaires supérieures, et du côté vestibulaire, pour les molaires inférieures, un très léger repli longitudinal, non indiqué sur les schémas de coupes dans le but d'éviter les complications inutiles; ce repli est la trace de l'indépendance des deux extrémités de la lame principale (voir fig. 50 *I* et fig. 53 *A.*).

Il convient de noter qu'ici comme ailleurs la surface d'usure est

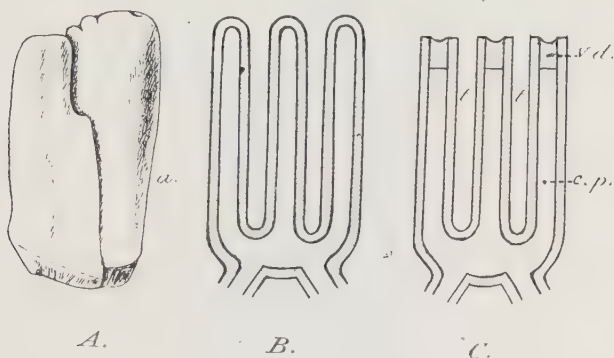


Fig. 53. — *Hystrix Africæ australis* Peters. G.N. $\times 3$.

A. — 3^e molaire définitive (M_3) inférieure droite, en évolution; face vestibulaire pour montrer le sillon longitudinal, vestige de la séparation des deux extrémités de la lame périphérique. *a.* = région antérieure.

B. et C. — Schémas d'une molaire en coupe longitudinale.

B. — État jeune; surface triturante cuspidée.

C. — État adulte; surface triturante abrasée.

i = tube intermédiaire;

c. p. = chambre pulpaire;

v. d. = vaso-dentine (ivoire de formation secondaire).

Extrait de M. FRIANT. *Archives d'Anal. d'Hist. et d'Embryol.* 1931.

toujours irrégulière, l'émail s'usant beaucoup moins vite que l'ivoire.

De plus, du côté de la face triturante, comme pour toutes les dents abrasées, la pulpe produit de la dentine secondaire (vaso-dentine), au fur et à mesure de l'usure, ce sans quoi la pulpe serait à nu (Voir fig. 53, *C.*).

En résumé, les dents jugales de l'*Hystrix* se ramènent, par

l'étude de leur développement, à un type comportant cinq crêtes transversales, vraisemblablement constituées chacune de deux cuspides originelles auxquelles se sont ajoutées des cuspides secondaires; mais ces crêtes, courbes d'ailleurs au lieu d'être rectilignes, se réunissant par leurs extrémités, il en résulte, comme chez certains Ongulés (où ils sont d'ailleurs moins compliqués et moins nombreux), des espaces clos, intérieurement tapissés d'émail.

*b. — Comparaison avec quelques autres Rongeurs
à dents tubulées.*

Cette étude particulière nous rend maintenant possible la compréhension de la morphologie dentaire d'un grand nombre



Fig. 54. — Molaires jeunes de *Cælogenys*, de *Castor* et de *Dasyprocta*. G.N. $\times 3$. Face triturante. A, région antérieure (pour les trois dernières images). De haut en bas :

Cælogenys paca L. n° A. 3341, molaire temporaire supérieure droite, cuspidée.

Castor fiber L. n° A. 7247, 1^{re} molaire supérieure gauche, cuspidée (les cuspides peu accentuées se réunissent en crêtes).

Dasyprocta aguti L. n° 1880-1663, molaire temporaire inférieure droite, cuspidée.

Dasyprocta aguti L. n° A. 7692, molaire temporaire inférieure droite, légèrement abrasée.

d'autres Rongeurs, le Castor, le Paca, l'Agouti, par exemple. (Voir fig. 54 et 55).

1°. — *La couronne jeune.*

Chez le *Calogenys paca* L., on observe des lames, c'est-à-dire des crêtes très comparables à celles qui existent chez les Mastodontes ou chez l'Éléphant, ces lames provenant de la réunion des tubercules dans le sens transversal.

Les dents jugales du *Dasyprocta aguti* L. rappellent beaucoup celles de l'*Hystrix* : la face triturante est ellipsoïde ; mais elle

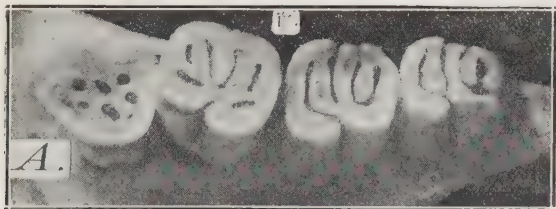


Fig. 55. — *Dasyprocta aguti* L. n° 1902-638. Série des dents jugales supérieures gauches (molaire temporaire et molaires définitives), à l'état abrasé. G.N. $\times 3$ environ.

comporte 5 lobes (au lieu de 3 chez l'*Hystrix*) à l'intérieur de la lame périphérique et, de ce fait, elle se trouve plus allongée dans le sens antéro-postérieur.

2° *La couronne adulte.*

Dans certains groupes, il existe, à l'âge adulte, des tubes complètement clos latéralement, comme nous l'avons vu chez l'*Hystrix* (Hystricidés) ; chez d'autres, au contraire, il existe plutôt (comme pour la dent jugale inférieure du Cheval) de simples replis que de véritables tubes (Castoridés, Octodontidés) (voir fig. 56), la fusion entre les lobes ne se faisant pas ou ne se faisant que tardivement et seulement à un niveau très inférieur. La plupart des dents tubulées présentent, d'ailleurs, à la fois de simples sinus et des tubes constitués, les replis ne se fusionnant souvent qu'à un niveau très inférieur. Chez l'*Hystrix* jeune, par exemple, il existe, comme nous l'avons vu (voir fig. 50, F.), une table d'usure avec deux replis transversaux qui deviennent des tubes à quelques millimètres de la face triturante.

Chez le *Coendu prehensilis* L. les deux replis analogues ne prennent l'aspect de tubes à aucun niveau.

La phase précoce de l'*Hystrix* correspond donc en quelque sorte et à cet égard à la phase définitive du *Coendu*.

Les tubes intermédiaires de l'*Hystrix* sont vides, ce sont bien

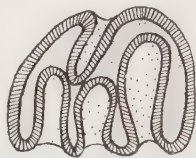


Fig. 56. *Myocastor coypus* Molina (Octodontidés), n° A. 7759. G.N. $\times 3$ environ. Prémolaire supérieure droite, abrasée. Émail en hachures; ivoire en grisé; ciment en pointillé. Pour montrer la présence de sinus au lieu de tubes. (Extrait de M. FRIANT Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs et leur explication. *Archives d'Anal. d'Hist. et d'Embryol.*, 1931).

des cavités entourées d'émail comme Gervais l'avait observé. Mais, chez certaines formes, le ciment peut arriver à remplir quelquefois les tubes.

c. — Comparaison des dents tubulées des Rongeurs avec les dents de l'Éléphant.

Il y a un rapport évident entre les molaires des Rongeurs que nous avons examinés et celles des Éléphants qui, comme l'on sait, se rapprochent des Rongeurs à beaucoup d'égards. Sans parler

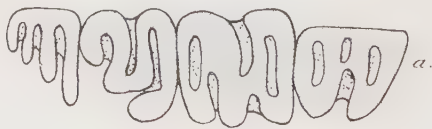


Fig. 57. — *Cælogenys paca* L., n° 1905-289. G. N. $\times 2$. Dents jugales supérieures droites, abrasées. Schéma; a = région antérieure.

Émail et ivoire (non différenciés sur la figure) en grisé; ciment en pointillé.

Extrait de M. FRIANT. Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs et leur explication. *Archives d'Anal. d'Hist. et d'Embryol.*, 1931.

du Cabiai (*Hydrochærus capybara* Erxleb.) dont nous n'avons pas étudié le développement dentaire et dont chaque dent jugale est composée d'un grand nombre de lames, le *Cælogenys*

est de toutes les formes examinées la plus voisine des Proboscidiens.

Chez le *Cælogenys* jeune, la couronne présente, comme nous l'avons dit (voir fig. 59), des tubercules réunis en lames (ou crêtes) transversales tout à fait distinctes qui se réunissent à quelque distance de la face triturante dans le sens antéro-postérieur, de façon à former des tubes et une paroi commune (voir fig. 57).

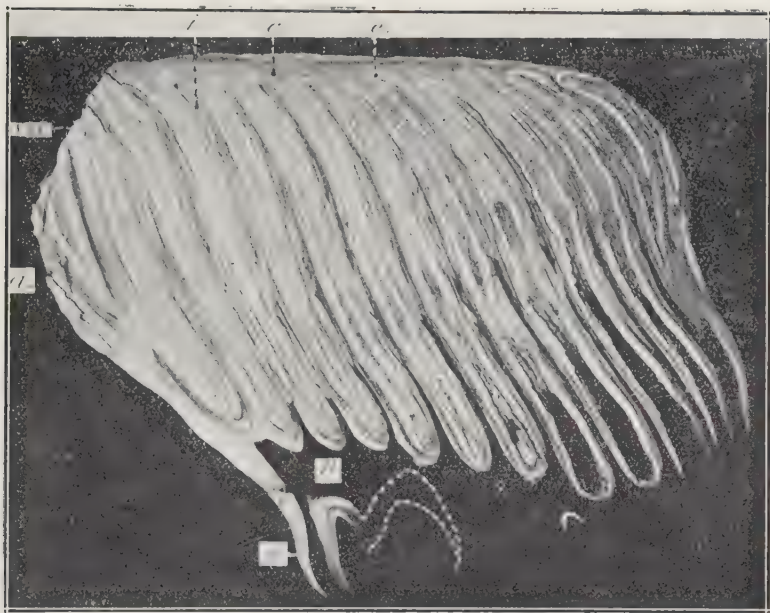


Fig. 58. — *Eléphas indicus* L. n° 1923-2490. ♂ Coupe longitudinale d'une 1^{re} molaire définitive pour montrer la constitution de la dent en lames transversales formées chacune d'émail (*é*) à la périphérie et d'ivoire (*i*). Entre les lames s'est développée le ciment (*c*) qui n'existe pas encore dans la région postérieure où les lames sont d'ailleurs encore partiellement indépendantes; *a*, région antérieure; *s. a.* surface d'abrasion oblique par rapport à l'axe de la dent; *r.* racine; *p.* cavité pulpaire. G. N. $\times 1/2$.

Chez l'Éléphant, au contraire, les crêtes ne se fusionnent à aucun niveau dans le sens longitudinal, mais affectent une disposition transversale ne se réunissant qu'ultérieurement et extrêmement tard par leur base. Elles sont, en outre, complètement entourées de ciment. Le *Cælogenys* présente aussi du ciment au niveau de la couronne, mais seulement entre les lames et à l'intérieur des tubes, qui ne sont, en réalité, que des espaces interlamellaires complètement fermés.

d. — Comparaison des Rongeurs à dents tubulées
et à dents tuberculées.

Une molaire d'*Arctomys*, dent à croissance limitée, dont l'émail s'use peu en général, la deuxième, par exemple, présente trois crêtes transversales (voir fig. 59 D.).

On peut facilement passer de cette molaire à une molaire de

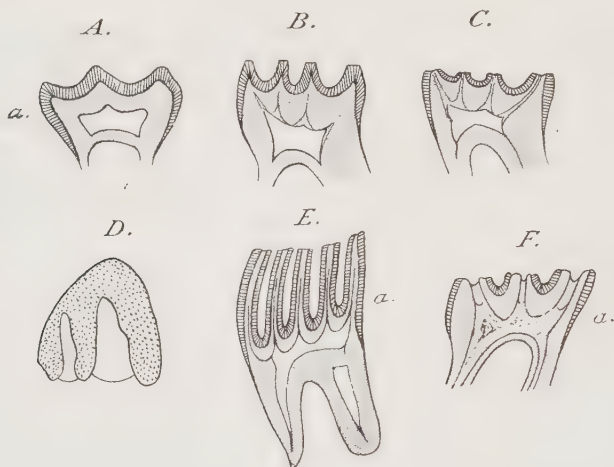


Fig. 59.² — Comparaison de quelques dents de Rongeurs tubulées avec les dents tuberculées des Sciuridés. G. N. $\times 4$ environ. a, région antérieure

Les figures A., B., C., D. ont la même orientation.

A. et D. — *Arctomys marmota* L., n° 1930-36. 2^e molaire définitive supérieure droite (M²).

(A. — Coupe verticale antéro-postérieure.)

(D. — Face triturante tuberculée; schéma.)

B. et C. — *Coendu* sp., n° 1883-1644. Coupes verticales antéro-postérieures.

(B. — 3^e molaire définitive inférieure droite (M₃), peu abrasée.)

(C. — 2^e molaire définitive inférieure droite (M₂), abrasée.)

F. — *Thryonomys* sp., n° 1921-232. 3^e molaire définitive inférieure gauche (M)^s.

E. — *Dasyprocta* sp., n° A. 7687. 1^{re} molaire définitive inférieure gauche (M¹).

L'émail est en hachures; l'ivoire et la vaso-dentine sont en grisé.

Extrait de M. FRIANT. Note préliminaire sur les dents tubulées des Rongeurs et leur explication. *Archives d'Anat. d'Hist. et d'Embryol.*, 1931.

Coendu où la croissance est déjà moins limitée et l'usure plus marquée. On constate l'existence de crêtes analogues à celles des Sciuridés, mais les dépressions qui les séparent sont plus profondes (voir fig. 59 B et C).

Chez le *Thryonomys* (Octodontidés) adulte, la disposition est très comparable (voir fig. 59, F.), mais elle fait déjà mieux prévoir

celle de l'*Hystrix* et du *Dasyprocta* où les tubes sont plus profonds (voir fig. 59, E.).

Certains autres Rongeurs ont des molaires à tubes beaucoup plus profonds encore, qui occupent presque tout l'espace de la chambre pulpaire (*Hystrix*), et qui, dans certaines espèces, sont remplis de ciment compact (*Cælogenys*).

Chez le *Castor*, enfin, les tubes descendent jusqu'à l'extrémité basale de la molaire qui n'a pas de racine et dont la chambre pulpaire est représentée uniquement par les espaces laissés libres à l'intérieur de la paroi par les quatre tubes intermédiaires.

La molaire du *Castor* peut être prise comme type de la dent à croissance indéfinie; celle de l'*Arctomys* est un bon exemple de dent à croissance limitée. Et nous croyons avoir montré ainsi les passages que l'on peut trouver entre ces deux sortes de molaires si différentes d'aspect.

Les Sciuridés sont, par rapport aux Rongeurs à dents abrasées et tubulées, ce que les Mastodontes sont par rapport aux Éléphants.

En résumé, les dents tubulées des Rongeurs ne présentent aucune difficulté d'explication quand on a étudié leur développement ontogénique. Là, comme ailleurs, la calcification débute par un certain nombre de cuspides isolées. Ces cuspides se réunissent ensuite par leur base. Mais une telle réunion peut se faire de différentes façons. Chez l'Éléphant, par exemple, qu'il convient, au point de vue de la dentition, de ne pas séparer des Rongeurs, elle s'effectue de manière à constituer une série de lames transversales indépendantes qui ne se réunissent que très tard et uniquement par leur base. Chez les Rongeurs que nous venons d'étudier, ces lames, d'ailleurs plus ou moins recourbées, se réunissent de bonne heure par leurs extrémités vestibulaires et linguales et il s'isole ainsi des espaces libres, tapissés intérieurement d'émail.

Entre les dents abrasées et tubulées les plus compliquées comme celles de l'*Hystrix* et du *Castor*, par exemple, et les dents primitives de type tuberculé des Sciuridés, il n'y a aucune différence fondamentale.

IV. — ESSAI D'UNE THÉORIE DE LA DENTITION

Pour qu'une théorie dentaire systématique réponde au but que poursuit toute théorie, il faut, évidemment, qu'elle soit explicative et qu'elle le soit dans le sens causal, puisque le point de vue causal est le seul qui satisfasse notre esprit en quête d'explication ⁽¹⁾.

1° Point de vue explicatif.

Dans le cas particulier, les théories explicatives ne peuvent être que de trois sortes : on peut, pour rendre compte de la multiplicité des cuspides, faire intervenir soit le bourgeonnement, soit la conrescence, soit l'excitation ou irritation fonctionnelle.

Le BOURGEONNEMENT, invoqué par les partisans de la théorie trituberculaire (Cope et Osborn), est un processus qui ne paraît guère jouer un rôle important dans l'évolution normale, c'est-à-dire dans l'établissement des types animaux fixés ; nous ne voyons pas beaucoup d'organes dans la constitution originelle desquels elle ait pu intervenir. On connaît, au contraire, de nombreuses anomalies par bourgeonnement, mais ces anomalies ne sont que rarement héréditaires ou bien lorsqu'elles le sont, elles ne le sont pas au delà d'un nombre restreint de générations, et elles ne parviennent jamais, semble-t-il, à constituer de véritables dispositions adaptatives. Au surplus, admettrait-on le bourgeonnement qu'il faudrait encore l'expliquer, c'est-à-dire remonter aux causes dont il a pu dépendre..

Quant à la CONCRESCENCE qui est, comme nous l'avons vu (voir page 48), invoquée par un très grand nombre d'auteurs,

(1) Voir au sujet de cette question de philosophie générale : E. MEYERSON. De l'explication dans les Sciences, Paris, Payot, 1921. Voir aussi : R. ANTHONY. Préface du *Leviathan* de Hobbes, Paris, Giard, 1921, et, également, R. ANTHONY. Compte rendu du livre de Meyerson, De l'explication dans les sciences. *Revue générale des Sciences*, 1921.

notamment par ceux qui ont combattu jusqu'ici, explicitement ou implicitement, la théorie trituberculaire, les embryologistes en général (Röse, Bolk et d'Eternod par exemple), elle ne nous apparaît, en somme, que comme une supposition. L'observation montre que la fusion de deux germes dentaires voisins, phénomène incontestable, aboutit plutôt aussi à des anomalies qu'à des dispositions anatomiques normales (voir page 49).

L'explication qui reste la plus satisfaisante pour l'esprit est l'EXCITATION ou IRRITATION FONCTIONNELLE qui, à la vérité, comme je l'ai dit (voir page 49), peut s'appliquer à n'importe quelle théorie dentaire systématique, aussi bien à la théorie de la Trituberculie qu'à celle que nous allons développer.

Pour se rendre compte de la manière dont l'irritation a pu agir, il faut se rappeler cette opinion d'Aichel qui veut qu'elle n'ait pu s'exercer sur les éléments dentaires qu'antérieurement à l'éruption.

Il est, en effet, naturel d'admettre qu'un organe ne peut réagir aux facteurs mécaniques que lorsqu'il est encore en voie de développement.

Un os, par exemple, ne peut se modifier sous l'influence des muscles que pendant la jeunesse ou pour mieux dire pendant sa jeunesse; mais, quelle que soit l'action que les muscles exercent sur lui, une fois sa période de jeunesse passée, il ne peut plus changer de forme ⁽¹⁾. Il est en effet certain que les modifications du tibia qui aboutissent chez un individu donné à la platycnémie ⁽²⁾, ou à la constitution, dans le fémur, du pilastre postérieur ⁽³⁾, (dispositions dont l'exagération est individuelle), résultent d'actions qui se sont passées uniquement pendant la période de croissance de l'os. Un tibia ne peut plus devenir platycnémique à partir du moment où il a cessé tout développement, c'est-à-dire a atteint son état statique.

De même, les facteurs mécaniques qui agissent sur la couronne dentaire ne peuvent amener de réaction de la part de celle-ci

⁽¹⁾ Voir ANTHONY R. *Loco citato*. Le déterminisme et l'adaptation morphologique en Biologie animale. *Arch. de Morph. gén. et expér.*, n° 14, 1922.

⁽²⁾ Voir à ce sujet : MANOUVRIER L. Mémoire sur la Platycnémie chez l'Homme et les Anthropoïdes. *Mém. Soc. d'Anth. de Paris*, 2^e série, T. III, 1887.

⁽³⁾ MANOUVRIER L. Études sur les variations morphologiques du corps du fémur dans l'espèce humaine. *Bull. Soc. d'Anth. de Paris*, 1893.

qu'avant l'éruption, parce qu'après l'éruption la couronne dentaire n'est plus modifiable, abstraction faite des changements qu'elle peut subir en conséquence de la simple usure.

Il va de soi qu'à côté de la réaction purement individuelle et incontestable d'un tissu à une action mécanique, il faut envisager, ici, comme partout ailleurs, l'hypothèse d'une fixation des dispositions acquises aux cours des générations successives et permettant aux résultats de s'accumuler. Nous n'insisterons pas davantage sur ce point qui est en somme le postulat nécessaire à toute tentative d'explication causale d'une disposition anatomique caractéristique d'un groupe zoologique plus ou moins étendu.

Dans le cas particulier des dents, les actions morphogéniques ne peuvent résulter que des mouvements de la mandibule qui font que les mâchoires appuient l'une sur l'autre, se compriment d'une certaine manière suivant leurs crêtes alvéolaires.; et c'est aux points comprimés que se développent des centres de calcification d'une façon tout à fait analogue à celle dont se développent les os sésamoïdes sur les points des tendons où une compression s'exerce. Les dents commençant à se développer bien avant la naissance, il est certain que l'excitation résulte de mouvements de la mâchoire inférieure se produisant d'abord *in ulero* et dont l'existence ne peut pas être plus mise en doute que celle des mouvements bien connus des membres du fœtus (voir page 85) ⁽¹⁾.

Ces mouvements de la mâchoire inférieure avant l'éruption de toute dent sont évidemment commandés par la forme suivant laquelle se développe aussi l'articulation temporo-maxillaire et cette forme doit évidemment être considérée comme résultant elle-même de la fixation, au cours des âges, de caractères qui résultent des mouvements masticateurs dont la direction relève à son tour de la nature des aliments. De telle sorte qu'on ne peut pas dire que la forme d'une dent résulte directement de cette dernière, elle n'en résulterait qu'indirectement ou médiatement.

⁽¹⁾ En effet, dans le cas de présentation de la face, les accoucheurs savent que lorsqu'on fait le toucher intracervical immédiatement avant l'accouchement, il peut arriver que la bouche du fœtus rencontre le doigt explorateur et exerce sur lui des mouvements de succion dont l'opérateur se rend très bien compte.

Il convient de rappeler aussi l'abrasion *in utero* des molaires chez les Caviidés (*Dolichotis*, *Cavia*) qui a fait l'objet d'une de mes communications à l'*Académie des Sciences* (30 mai 1932) et qui démontre également bien ces mouvements du maxillaire inférieur chez les fœtus de Mammifères (voir page 85).

Si nous supposons un animal pouvant effectuer avec sa mâchoire inférieure des mouvements *également développés dans tous les sens du plan horizontal*, c'est-à-dire d'avant en arrière et dans le sens de la latéralité, on peut admettre que de telles conditions amèneront le développement d'un grand nombre de points de calcification, tous semblables de forme et égaux en importance; et nous aboutirons alors à une surface de trituration garnie d'un grand nombre de cuspides se réunissant toutes par leur base, et toutes sensiblement au même moment (puisqu'elles sont supposées égales et soumises aux mêmes conditions). Il en résulte le type depuis longtemps connu sous le nom de BUNODONTE (de βουνός, colline) comportant suivant le sens précis que nous voulons lui donner ici, un grand nombre de cuspides semblables séparées par des vallées longitudinales et transversales qui ne sont pas plus profondes les unes que les autres ⁽¹⁾.

Mais, si les mouvements de latéralité prédominent sur tous les autres mouvements horizontaux, il est évident, alors, que l'excitation fonctionnelle s'exercera de telle sorte que les cuspides situées sur une même ligne longitudinale s'uniront entre elles avant de s'unir à leurs voisines latérales. Il en résultera une forme de dent dont la surface triturante sera composée de rangées longitudinales de tubercules; c'est ce qu'on peut appeler d'un nom, qui n'a point encore été employé : le type BÉLODONTE (de βέλος, flèche, trait) pour rappeler la direction antéro-postérieure présentée par les rangées de tubercules ainsi constituées. Nous appellerons donc bélodontes les dents des Mammifères dont les tubercules dentaires s'unissent dans le sens longitudinal avant de s'unir dans le sens transversal et dont, par conséquent, les vallées intercuspidiennes longitudinales sont plus profondes que les vallées transversales : telles sont, à un faible degré, faisant en quelque sorte passage entre le type bunodonte intégral et le type bélo-

(1) Je rappellerai ici ce que j'ai dit page 70. L'ordre chronologique de réunion des cuspides peut être reconnu sur une dent adulte : si les espaces séparant les tubercules sont tous d'égale profondeur, c'est que les tubercules se sont réunis tous à un même moment (ou à peu près) de l'évolution individuelle; quand les espaces séparant les tubercules dans le sens longitudinal sont plus profonds que les espaces les séparant dans le sens transversal, c'est que la réunion dans le sens transversal a précédé la réunion dans le sens longitudinal; quand les espaces séparant les tubercules dans le sens transversal sont plus profonds que les espaces les séparant dans le sens longitudinal, c'est que la réunion dans le sens longitudinal a précédé la réunion dans le sens transversal.

donte très accusé, les molaires des Multituberculés de l'époque secondaire (voir fig. 61); les molaires des Ruminants⁽¹⁾ et celles du Cheval (voir par exemple fig. 25-3) se rattachent également à un type bélodonte originel.

Un troisième type est celui que nous appellerons TÆCHODONTE (de *τεχος* qui veut dire muraille) et dans lequel les tubercules se réunissent dans le sens transversal avant de se réunir dans le sens longitudinal; ce type est en rapport avec la prédominance ou l'exclusivité des mouvements horizontaux dans le sens antéro-

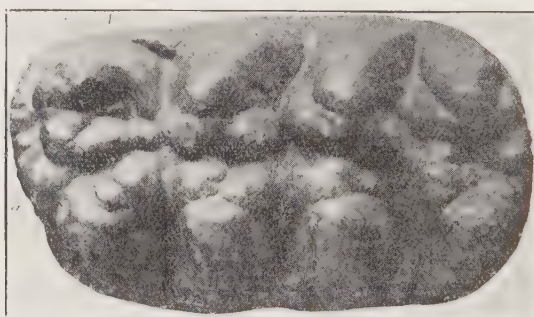


Fig. 60. — *Tetrabelodon (tetralophodon) longirostris* Kaup. n° 1929-292.

Miocène supérieur d'Eppelsheim; G. N. $\times 1/2$.

a = région antérieure, *v* = région vestibulaire;

Moulage d'une 3^e molaire temporaire supérieure (Mt⁴).

Cette dent montre la *techodontie* (sillons transversaux prédominants) succédant probablement à une *bélodontie* originelle (sillon longitudinal profond) comportant seulement deux rangées de tubercules. En plus des tubercules fondamentaux, il existe déjà de nombreux tubercules secondaires accessoires qui font que les paléontologistes classent le *T. longirostris* dans la série qu'ils appellent *bunolophodonte*.

postérieur. Soit, en effet, un point *x* de la mâchoire inférieure, les tubercules situés sur la même ligne transversale passant par ce point *x* sont, pour une position donnée de la mâchoire inférieure ne pouvant se mouvoir que d'avant en arrière, placés dans les mêmes conditions mécaniques, alors que ceux qui se trouvent sur une même ligne longitudinale, en avant ou en arrière de *x*, sont évidemment placés dans des conditions mécaniques différentes.

⁽¹⁾ On appelle habituellement les dents jugales des Ruminants *sélénodontes* (de *σελήνη*, lune) parce que leurs cuspides, tout en s'unissant dans le sens longitudinal, sont arquées comme des croissants de lune. Nous ne ferons pas état de cette dénomination qui se rapporte à une particularité de forme d'importance tout à fait secondaire à notre point de vue.

Ce type tœchodonte, particulièrement net chez les Proboscidiens, aboutit à la constitution de dents jugales présentant des crêtes transversales (Mastodontes, *Dinotherium*, Eléphants, voir fig. 60). Il existe aussi chez beaucoup de Rongeurs. C'est ainsi que le jeune *Cœlogenys*, comme nous l'avons signalé (voir page 104 et fig. 54), présente, au niveau de la face triturante de ses dents jugales, un certain nombre de crêtes transversales, qui font ressembler extrêmement ses dents à des molaires de Mastodonte⁽¹⁾.

Si, chez des types déjà différenciés dans le sens bélodonte ou dans le sens tœchodonte, il se produit d'importants mouvements dans le sens perpendiculaire au sens originel qui a déterminé la bélodontie ou la tœchodontie caractérisée, nous aurons une disposition en damier que nous nommerons le type ABACHODONTE (d'ἄβ αζ, damier), très comparable au type bunodonte, mais avec des vallées généralement plus profondes : telles sont, à un faible degré, les dents jugales du *Rhinocéros* qui présentent d'abord une réunion longitudinale puis des réunions qui tendent à devenir transversales (voir fig. 33, I.); à cette catégorie se rattachent aussi, comme nous l'avons vu, les dents jugales des Léporidés (voir pages 91 à 97). C'est également au type abachodonte que se rattachent les dents tubulées que nous avons étudiées chez le Cheval et chez de nombreux Rongeurs de groupes variés, l'abachodontie succédant chez le premier, comme chez les Ruminants, à une bélodontie originelle et chez la plupart des seconds, semble-t-il, à la tœchodontie.

D'ailleurs, ici, comme en ce qui concerne les bunodontes, on peut admettre qu'il n'y a pas de bélodontes ni de tœchodontes absolument purs, mais partout une tendance plus ou moins marquée à l'abachodontie qui est une sorte de retour à la bunodontie que, nous plaçant au point de vue idéal, nous avons considérée comme le type originel, c'est-à-dire comme le point de départ de nos tentatives d'explication.

Il va de soi, en effet (et je ne saurais trop insister sur ce point), qu'il se fait toujours des réunions dans le sens longitudinal et

(1) On désigne le plus souvent sous le nom de lophodonte (de λόφος, crête) le type dentaire que nous venons de décrire; le terme tœchodonte, paraît beaucoup mieux leur convenir que celui de lophodonte employé par les classiques.

dans le sens transversal; mais ce qu'il importe de considérer pour distinguer des types morphologiques ce sont seulement *les réunions qui se font les premières*. Ainsi, par exemple, chez les Éléphants, tœchodontes les plus typiques et les plus accusés, il se fait cependant, tout à fait à la fin de l'évolution de la dent des réunions longitudinales, les lamelles résultant des unions transversales précoces se soudant finalement par leur base.

En résumé, nous pensons pouvoir expliquer idéalement la dentition jugale des Mammifères comme partant d'un type bunodonte, c'est-à-dire à cuspides nombreuses, peu élevées, séparées par des vallées d'égale profondeur dans le sens longitudinal et dans le sens transversal, disposées, par conséquent, de telle sorte qu'on ne peut voir sur la surface triturante aucun alignement net transversal ou longitudinal ⁽¹⁾. Ce type répondrait à l'établissement des mouvements de la mandibule dans le plan horizontal.

Quand les mouvements de latéralité prédominent, on passe de ce type à ce que nous appelons le type bélodonte déjà indiqué chez les Multituberculés.

Au contraire, les mouvements d'avant en arrière prédominant, le type tœchodonte se constitue, comportant un nombre variable de crêtes transversales.

Enfin, l'un de ces deux types étant constitué, bélodonte ou tœchodonte, il peut se produire des mouvements dans le sens perpendiculaire à celui qui a présidé à sa formation, et, un dernier type peut alors apparaître, le type abachodonte qui retourne en quelque sorte à la bunodontie.

Nous pouvons ainsi nous faire une idée du mode de constitution des dents des Ongulés, des Rongeurs, des Proboscidiens et d'un certain nombre d'autres formes en jugeant par analogie.

Nous verrons plus loin comment les autres types de dents mammaliennes dérivent de ceux que nous venons d'indiquer.

⁽¹⁾ Ceci ne veut pas dire, évidemment, répétons-le, que nous prétendions assigner aux Mammifères un type bunodonte comme ancêtre *réel*. L'explication, on le sait, ne peut viser, jamais, qu'au possible. Il y a pour cela une tournure de phrase que nous répéterons après beaucoup d'autres : « tout se passe, en somme, comme si ».

2° Point de vue phylogénique (systématique).

Tout ce que nous venons de dire correspond surtout à une tentative d'explication; il convient, maintenant, d'essayer, en partant de cette tentative, d'aboutir à une théorie systématique (en l'espèce, phylogénique).

Essayons, tout d'abord, de nous rendre compte de ce qu'était la forme des dents jugales chez les Mammifères primitifs. C'est une recherche très difficile...

Premièrement, parce qu'il se trouve que les animaux les plus anciens que nous connaissons ne sont pas toujours plus archaïques dans leur morphologie que les animaux qui les ont suivis. Parmi ceux qui nous semblent commencer les groupes, on voit des types complexes et des types simples, tout aussi bien que parmi les animaux d'aujourd'hui. Ainsi, ne sait-on pas que les Trilobites, qui ont vécu au début de la période primaire (Cambrien) et s'éteignent au Permien, avaient une organisation aussi complexe que nos Crustacés actuels les plus compliqués. Il en est de même des Poissons du Primaire. Il faut, d'ailleurs, évidemment savoir que les couches antérieures à celles que nous pouvons étudier sont métamorphosées aujourd'hui et que nous ignorerons toujours la faune et la flore qu'elles contenaient. Et il ne faut pas oublier, non plus, que nos découvertes paléontologiques sont loin d'être complètes et que nous ne sommes pas près de connaître tout ce que renferment les couches géologiques qui nous sont accessibles, sans parler de celles qui ne le sont pas.

En second lieu, est-il bien indiqué et n'est-ce point une sorte de mysticisme de considérer que l'évolution s'est toujours accomplie de la simplicité morphologique à la complexité morphologique? Les résultats des actions qui se sont successivement produites doivent, sans doute, déterminer une augmentation croissante de la complexité intime, mais non pas nécessairement de la complexité des formes. Les Cestodes parasites ont subi, outre celles qu'ont subi les formes libres dont ils proviennent, les actions qui en ont fait des parasites. Ne sont-ils pas cependant morphologiquement plus simples?

En troisième lieu, ce qui caractérise les Mammifères, parmi les autres Vertébrés et au point de vue restreint que nous envisageons ici, ce sont les mouvements de la mâchoire inférieure dans le plan horizontal, mouvements qui sont corrélatifs d'une complication de l'appareil musculaire masticateur par rapport à ce qu'il est chez les Poissons, chez les Batraciens et chez les Reptiles, lesquels ne paraissent avoir et avoir eu, pour la plupart, que des mouvements verticaux de la mâchoire inférieure, ne mastiquant pas, avalant leur nourriture que leurs dents ne servent qu'à retenir ⁽¹⁾.

C'est, sans doute, l'établissement de ces mouvements dans le plan horizontal qui ont abouti à la constitution des dents compliquées des Mammifères.

Mais il faut évidemment se demander à quel moment de l'évolution ce changement important s'est produit. Peut-être était-il déjà réalisé avant que n'aient été acquis l'ensemble des autres caractères sur lesquels se base la définition du Mammifère ⁽²⁾?

Il résulte de ces considérations qu'il est assez naturel de ne pas s'en laisser imposer par les formes morphologiquement les plus simples lorsqu'on recherche quelles peuvent avoir été les premières formes dentaires mammaliennes.

Les Mammifères les plus anciens (secondaires) presque uniquement connus, d'ailleurs, par leur dentition, constituent, comme nous l'avons vu à propos de l'influence de la taille somatique sur la forme des dents, deux groupes nettement distincts : les uns ont des dents formées de trois pointes, ce sont les Triconodontes, les autres présentent des molaires ayant de nombreux tubercules et, pour cette raison, ils ont été dénommés Multituberculés. Duquel de ces deux grands groupes, l'un d'aspect simple, l'autre d'aspect complexe, au point de vue dentaire, est-il le plus naturel de partir?

Remarquons, tout d'abord, que la forme triconodonte est commune aussi bien à l'époque actuelle qu'aux époques anté-

(1) Nous verrons plus loin que certains Mammifères aussi ne possèdent que des mouvements verticaux de la mâchoire inférieure, ce caractère physiologique ayant chez eux la signification d'un caractère secondairement acquis.

(2) Il existe des Reptiles anciens et incontestables (parmi les Théromorphes) qui sont hétérodontes avec des dents compliquées, parfois assez voisines des dents mammaliennes, et dont on peut concevoir que les Mammifères seraient descendus.

rieures; elle existe aujourd'hui chez de nombreux Carnassiers pinnipèdes; beaucoup de Carnassiers fissipèdes présentent des dents jugales tendant vers cette disposition et j'ai montré que celle-ci est dûe, le plus souvent, soit à la petite taille des animaux auxquels elle appartient, soit à une régression adaptative dont on suit facilement les étapes, comme chez les Pinnipèdes. et même, d'une façon plus générale, chez tous les Carnassiers, ainsi que nous le verrons plus loin. La forme triconodonte (celle de la dent constituée d'une pointe médiane avec deux autres plus petites, antérieure et postérieure) n'est donc pas caractéristique des Mammifères secondaires; à toutes les époques, il y a eu des types de dentition sectoriale tendant vers la triconodontie.

Par contre, la forme multituberculée, caractérisée, en principe, par des molaires présentant de nombreux tubercules disposés en trois rangées longitudinales au maxillaire supérieur et deux rangées au maxillaire inférieur, ne peut, en aucune manière, être interprétée soit dans le sens d'une régression, soit comme étant en rapport avec des conditions d'ordre géométrique.

Si on la retrouve [qu'elle soit d'origine primitive ou qu'elle soit d'origine secondaire (abachodontie)] chez certains Rongeurs actuels de la famille des Muridés, par exemple, elle est cependant nettement caractéristique de formes anciennes : non seulement elle se montre réalisée à l'époque secondaire chez les animaux qu'on a rassemblés sous le nom de Multituberculés et où les molaires affectent un type légèrement bélodonte à peine dégagé de la bunodontie [*Cimolomys* Marsh, Crétacé moyen et supérieur d'Amérique ⁽¹⁾ (voir fig. 61)], mais aussi chez les Condylarthres primitifs (Eocène inférieur), d'où on fait dériver les Ongulés et aussi les Créodontes, et, par eux, les Carnassiers, en somme, les plus nombreux des Mammifères, de même que chez les Insectivores anciens tels que le *Galerix exilis* Blainv. du Miocène.

Il faut remarquer enfin que nous retrouvons des variantes de cette disposition à peu près dans toutes les dents jugales mammaliennes lorsqu'elles sont compliquées.

(¹) Le *Bolodon crassidens* Owen, par exemple, Multituberculé du Purbeck, n'a déjà cependant que deux rangées de tubercules au maxillaire supérieur, ce qui paraît, ainsi que nous le verrons, indiquer un stade d'évolution plus avancé.

Si l'on veut choisir entre les deux types de l'époque secondaire (Triconodontes et Multituberculés), ce n'est pas assez de dire qu'il y a beaucoup plus de raisons de faire porter son choix sur la forme multituberculée que sur la forme triconodonte. C'est d'ailleurs ce qu'avait pensé Forsyth Major lorsqu'il disait que

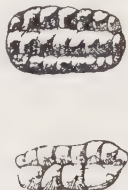


Fig. 61. — En haut : *Cimolomys gracilis* Marsh. Crétacé supérieur, étage de Laramie (Wyoming).

Molaire supérieure (d'après Marsh). G. N. $\times 3$; bélodontie peu accentuée avec 3 rangées de tubercules.

En bas : *Cimolomys nitidus* Marsh. Crétacé supérieur (Wyoming).

Avant-dernière molaire inférieure (d'après Marsh). G. N. $\times 3$. bélodontie peu accentuée avec deux rangées de tubercules.

l'existence des Multituberculés aurait dû faire crouler l'édifice de la Trituberculie.

AMEGHINO ⁽¹⁾ devait avoir une idée plus ou moins analogue, puisqu'il admettait que toutes les molaires dérivait d'une dent quadrituberculée.

MOREAU ⁽²⁾ enfin, dont il n'y a guère lieu de tenir compte, car il semble s'être arrêté, peut-être par manque de documents anatomiques suffisants, à des constatations faites dans un champ trop restreint (s'étant basé sur la dentition du Tapir et celle de l'Éléphant, et pensant pouvoir faire dériver les dents des Éléphantidés et, par leur intermédiaire, celles de l'Homme, d'un type à deux crêtes que l'on rencontre dès le début du tertiaire chez quelques Ongulés primitifs) se rallie aussi, quoique de bien loin, il est vrai, au choix des Multituberculés, et, en tous cas, rejette catégoriquement aussi la théorie trituberculaire.

⁽¹⁾ AMEGHINO. F. : Filogenia 1884. Sur l'évolution des dents des Mammifères. Bull. Acad. Nac. Ciencias en Cordoba, t. XIV, 1896. — Recherches de Morphogénie phylogénétique sur les molaires supérieures des Ongulés. An. d. Mus. Nac. de Buenos- Ayres, t. IX (série 3 a, t. III). — On the primitive type of the plexodont molars of Mammals. Proc. Zool. Soc. Lond., 1899.

⁽²⁾ MOREAU L. La dent des Mammifères de la série paléontologique et la dent de l'homme. Essai d'Anatomie comparée. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1914.

La théorie de l'excitation fonctionnelle, la seule vraiment explicative de toutes les théories explicatives que l'on peut proposer, et sur laquelle, pour cette raison, nous avons fixé nos préférences, s'adapte particulièrement bien, comme nous allons essayer de le montrer, à une hypothèse qui ferait dériver les dents mammaliennes de formes analogues à celles des Multituberculés de l'époque secondaire.

On comprend, en effet, que la présence du massif facial dont l'architecture est en rapport avec l'importance des muscles masticateurs impose, surtout chez un animal dont la mâchoire inférieure est capable d'importants mouvements dans le sens de la latéralité, plus de largeur aux dents jugales supérieures qu'aux inférieures; celles-ci sont certainement placées d'autre part dans des conditions qui doivent contribuer à les diminuer dans le sens transversal : l'existence de la langue et le fait qu'elles prennent

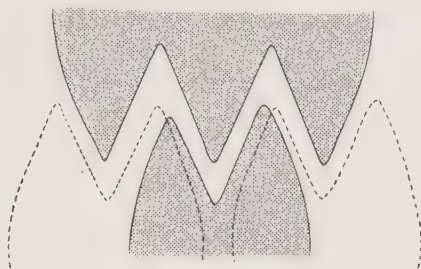


Fig. 62. — Schéma destiné à montrer comment il se fait qu'il y ait, à l'origine, chez les types qui présentent des mouvements de latéralité importants de la mâchoire inférieure par rapport à la supérieure, 3 rangées de tubercules aux dents jugales supérieures et 2 aux inférieures; mâchoires supérieure et inférieure en grisé; en pointillé, les positions extrêmes, en dedans et en dehors, de la mâchoire inférieure.

attache sur un os aminci par la présence des muscles qui l'entourent, masséter et ptérygoidien interne.

C'est avec cette différence de largeur des dents jugales inférieures et supérieures que paraît être en rapport le fait capital que les secondes ont trois rangées de tubercules, tandis que les premières n'en ont que deux, ce qui correspond, d'ailleurs, aux deux positions extrêmes que paraît, dans les mouvements de latéralité, pouvoir prendre la mâchoire inférieure par rapport à la supérieure (voir fig. 62). C'est justement le type réalisé par les Multituberculés et par les Condylarthres primitifs.

Ceci nous conduit à tenter un essai de nomenclature basé sur cette hypothèse que le type originel des molaires mammaiennes est un type bélodonte à peine dégagé de la bunodontie (buno-bélodonte) avec trois rangées de tubercules en haut et deux en bas (Multituberculés).

Au maxillaire supérieur, nous nommerons les rangées antéro-postérieures :

Vestibulaire ou externe;
Intermédiaire;
Linguale, palatine ou interne;

Et au maxillaire inférieur :

Vestibulaire ou externe;
Linguale ou interne.

Il serait évidemment oiseux de rechercher une correspondance entre les rangées supérieure et inférieure, rien n'indiquant que la disposition observée à la mâchoire inférieure doive être une simplification de celle existant à la supérieure.

Supposons que, dans chacune de ces rangées, les tubercules soient au nombre de trois, bien qu'en réalité ils soient souvent plus nombreux, chez les Multituberculés notamment, voici les dénominations que nous donnerons à chacun d'eux en ce qui concerne la mâchoire supérieure :

Mésio vestibulaire (m. v.) *Intermédiaire mésial (i. m.)* *Mésio-lingual. (m. l.)*
Vestibulaire moyen (v. m.) *Intermédiaire moyen (i. mo)* *Lingual moyen (l. m.)*
Disto vestibulaire (d. v.) *Intermédiaire distal (i. d.)* *Disto-lingual (d. l.)*

Quant à ce qui est de la mâchoire inférieure, nous nommerons de la même façon les cuspides seules existantes c'est-à-dire les vestibulaires et les linguales.

Cette nomenclature est certainement plus pauvre que celle de la théorie trituberculaire; mais ceci nous paraît justement être un argument en faveur de notre manière de voir.

Du type buno-bélodonte caractéristique des Multituberculés, il est aisé de passer à un type plus franchement bélodonte (mais encore buno-bélodonte) réalisé chez les CONDYLARTHRES les plus primitifs.

Le *Phenacodus* (voir fig. 63-1), Condylarthre de l'Éocène infé-

rieur dont on s'accorde à faire dériver l'ensemble des Ongulés et qui présentait 5 rayons digités à chaque extrémité (caractère primitif), avait des molaires buno-bélodontes à 6 tubercules au maxillaire supérieur (2 externes, 2 intermédiaires, 2 internes).

Il paraît facile aussi de passer du *Phenacodus* aux HYRACOTHÉRIINÉS les plus anciens (Éocène d'Europe et du Nord-Amérique) qui présentaient déjà, avec une réduction des rayons digités, une tendance à la disparition des tubercules intermédiaires au maxillaire supérieur.

Cette observation s'applique en particulier à l'*Hyracotherium* du London Clay et plus encore au *Propalæotherium* (Éocène moyen)

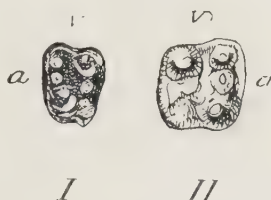


Fig. 63. — I. *Phenacodus primævus* Cope. Wasatch (Wyoming), 1^{re} molaire définitive supérieure (d'après Cope). G. N. 2/3.

II. *Arclocyon Gervaisi* Lemoine. Eocène inférieur de Cernay. 2^e molaire définitive supérieure (d'après Lemoine). G. N.

Pour montrer les 3 rangées de tubercules chez les Condylarthres et les Créodontes primitifs où le type buno-bélodonte est réalisé. Tendance à la disparition de la rangée intermédiaire.

a, côté antérieur; v, face vestibulaire.

dont les tubercules intermédiaires ont presque complètement disparu.

Certains types de Multituberculés avaient déjà, d'ailleurs, subi cette réduction [voir note 1 page 119].

Les formes que nous venons de nommer ont des dents à peine abrasées, mais l'abrasion complète, conséquence du régime, s'observe chez l'*Anchilophus*, comparable, à cet égard, au *Rhinocéros* et dont les molaires supérieures sont très semblables à celles de ce dernier animal.

En résumé, dans le cas des Hyracothériinés, tout se passe comme si le type primitif buno-bélodonte à 6 tubercules égaux ou sub-égaux (*Phenacodus*) ⁽¹⁾ avait subi une régression partielle

(1) Chez le *Phenacodus*, on voit, en effet, déjà une diminution des tubercules intermédiaires.

au niveau des tubercules intermédiaires des molaires supérieures, ce qui revient à dire que la rangée des tubercules intermédiaires disparaît peu à peu. Et ceci nous permet, en somme, de comprendre la molaire supérieure des *Rhinocérider* qui se déduit facilement de celle des *Hyracothériinés* : au niveau de cette molaire supérieure les tubercules intermédiaires ont disparu.

Quant à la molaire inférieure des *Rhinocérider*, elle paraît également avoir subi une régression comparable, la rangée linguale de tubercules tendant à disparaître. C'est ainsi que, chez le *Rhinocéros*, les deux tubercules vestibulaires (ou externes) sont bien développés, mais on n'aperçoit de la rangée linguale (interne) qu'un vestige du tubercule antérieur (voir page 78).

Le cas du CHEVAL est un peu plus difficile à interpréter. Il semble cependant probable qu'ici également la rangée intermédiaire a disparu aux molaires supérieures, et, le petit tubercule isolé placé du côté lingual [et représenté sur nos figures 23, 24, 25, 26, 29, 30 (1)] semble un exemple de ces formations secondaires sur lesquelles nous insisterons plus loin.

Il est difficile d'expliquer par quel mécanisme les tubercules de la rangée intermédiaire ont disparu. Peut-être cette disparition provient-elle d'une augmentation d'amplitude des mouvements de latéralité; mais, pour se faire une opinion valable à cet égard, il faudrait, évidemment, se livrer à une étude comparative minutieuse de l'articulation temporo-maxillaire et des muscles masticateurs des formes mises en cause.

Partant d'un type buno-bélodonte à trois rangées supérieures de tubercules et à deux rangées inférieures en rapport avec des mouvements développés, dans le plan horizontal, surtout dans le sens de la latéralité, nous avons donc passé à un type plus franchement bélodonte et enfin à un type toujours bélodonte, mais caractérisé par la disparition de la rangée intermédiaire. Nous allons, maintenant, étudier la continuation de ce processus de réduction, et ce sera chez les Carnassiers.

Les dents jugales des CARNASSIERS peuvent, en effet, s'expliquer de la même manière que celles des Périssodactyles actuels.

Chez les Carnassiers on trouve toujours aux molaires supé-

(2) Ce tubercule est considéré comme étant le protocône, c'est-à-dire l'élément primitif, dans la théorie trituberculaire.

rieures des types actuels les moins spécialisés (Ursidés, par exemple) (voir fig. 64) une rangée de tubercules externes (vestibulaires) et une rangée de tubercules internes (lingaux). On peut supposer qu'ici encore c'est la rangée intermédiaire qui

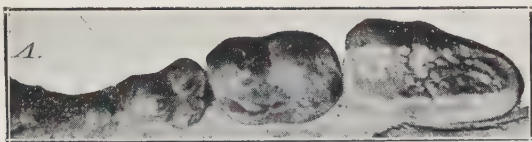


Fig. 64. — *Ursus* sp. (de Colombie). n° 1878-389.

Série des dents jugales supérieures gauches pour montrer le type bélodonte à deux rangées de tubercules encore existant chez les Carnassiers; la rangée interne est réduite à un seul tubercule postérieur dans la dernière prémolaire, P⁴. G.N. $\times 3/4$.

manque; on voit celle-ci exister, cependant, chez certaines formes très primitives classées parmi les Créodontes [dans la seconde molaire, par exemple, de l'*Arclocyon* de l'Éocène inférieur de Cernay (voir fig. 63. 2)].

Lorsque les mouvements de la mandibule se réduisent uniquement à des mouvements verticaux, c'est-à-dire lorsque toute mobilité dans le plan horizontal a disparu, ce qui existe chez les Carnassiers les plus évolués, la rangée linguale (interne) elle-

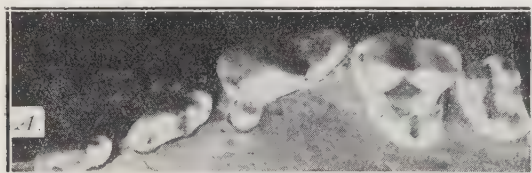


Fig. 65. — *Canis familiaris* L.

Série des dents jugales supérieures pour montrer la disparition presque complète de la rangée linguale de tubercules au niveau de P⁴ (carnassière) où seul subsiste un tubercule antéro-interne très petit. Les molaires 1 et 2 présentent 3 rangées de tubercules; mais la rangée la plus interne paraît formée d'éléments accessoires, de développement secondaire, se rattachant sans doute au cingulum. G. N.

même tend à disparaître : si elle existe à peu près bien développée aux deux molaires supérieures des Canidés, il ne subsiste au niveau de la quatrième prémolaire (Carnassière) qu'un tubercule antéro-interne ⁽¹⁾ (voir fig. 65). Chez les Félidés, il en est de

(¹) C'est le protocône, c'est-à-dire l'élément primitif, de la théorie trituberculaire.

même, mais les molaires postérieures sont en voie de disparition, M^2 ayant même complètement disparu.

Au maxillaire inférieur la rangée interne n'existe plus du tout chez les Félidés; elle n'est représentée, chez les Canidés, qu'à la partie postérieure de la 1^{re} molaire (Carnassière) et à la deuxième molaire d'ailleurs en voie de régression ⁽²⁾.

Cette régression se poursuit chez les PINNIPÈDES où nous voyons disparaître toute trace de la rangée linguale de tubercules et où les dents prennent, aussi bien en haut qu'en bas, de

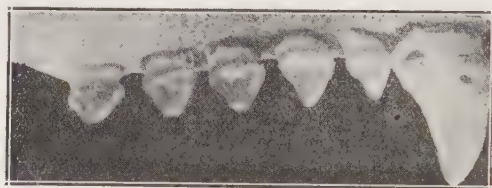


Fig. 66. — *Otaria jubata* Forster, n° 1899-27. Face interne (linguale-palatine) du maxillaire supérieur gauche. G. N. $\times 3/4$.

La disparition de la rangée linguale de tubercules est complète.

plus en plus, la forme haplodonte par simplification, c'est-à-dire réduction à une seule cuspidé (voir fig. 66).

Le type haplodonte est enfin réalisé intégralement chez les Delphinidés ⁽¹⁾.

Un autre mode de simplification est encore celui qui résulterait de la fusion (c'est-à-dire de la réunion extrêmement précoce des deux rangées de tubercules : linguale et vestibulaire, après disparition de la rangée intermédiaire).

L'étude du développement des dents de l'ORYCTÉROPE que poursuit M. R. Anthony qui a bien voulu me communiquer, par avance, le résultat de ses recherches, montre que chez cet animal les deux tubercules constitutifs des dents jugales (l'un antérieur, l'autre postérieur) nettement visibles avant toute abrasion, pro-

Ce tubercule est d'ailleurs plus fort à la carnassière des Hyénidés qu'à celle des Canidés et des Félidés.

⁽²⁾ Il ressort, en somme, de ceci que, d'après mon point de vue, la théorie de la Trituberculie voit à l'envers la succession des phénomènes, prenant pour des dispositions primitives celles qui résulteraient, au contraire, à mon sens, d'une simplification régressive.

⁽¹⁾ Le Marsouin (*Phocaena communis* Cuv.) (Voir fig. 12) présente cependant, comme l'on sait, et par exception, les vestiges d'une complication dentaire primitive.

viennent de la fusion deux à deux et dans le sens transversal de quatre cuspides primitives vestibulaires et linguales (voir fig. 67).

Les Oryctéropes, pense M. R. Anthony, se sont vraisemblablement détachés de très bonne heure de la souche des Condylarthres. Après la disparition de la série intermédiaire de tubercules aux dents jugales supérieures, ils auraient donc subi une évolution très particulière qui permet d'expliquer la forme



Fig. 67. — *Orycteropus aethiopicus* Sundev. n° 1911-551 (jeune). (Coll. de Mammalogie du Muséum national d'Histoire naturelle).

Série des dents jugales inférieures gauches avant l'abrasion, pour montrer que les deux tubercules de chaque dent jugale correspondent chacun à deux tubercules qui se sont fusionnés. On voit, en avant, les canines et incisives rudimentaires. G. N. $\times 3/4$.

extérieure actuelle de leurs molaires ⁽¹⁾. Cette forme est sans doute en rapport avec l'étroitesse et l'allongement de la région faciale chez ces animaux qui convergent ainsi d'une façon si remarquable avec les formes dépourvues de dents comme le Fourmilier (Édentés) et les Pangolins desquels on les a longtemps rapprochés et dont on les rapproche encore souvent.

Nous venons de voir la modification du type primitif se poursuivre :

1° Par réduction du nombre des rangées longitudinales originales de tubercules chez les Ongulés et les Carnassiers fissipèdes ;

2° Par simplification de chaque dent prise en particulier, chez les Pinnipèdes et les Cétacés, le type triconodonte, puis le type haplodonte, se réalisant ainsi successivement ;

3° Par fusion, chez les Oryctéropes, des rangées longitudinales précédemment réduites à deux à la mâchoire supérieure.

Le type primitif peut encore se modifier en passant de la bélodontie à la tœchodontie, si les mouvements horizontaux de la mâchoire inférieure se produisent principalement dans le sens

⁽¹⁾ Il n'est évidemment pas question, ici, de la forme très particulière de la cavité pulpaire, mais seulement du galbe extérieur de la dent.

antéro-postérieur au lieu de se produire surtout dans le sens de la latéralité. C'est à ce type tœchodonte que se rattachent les PROBOSCIDIENS et les Rongeurs⁽¹⁾, et, dans le chapitre précédent, nous l'avons vu commencer de s'établir chez le *Rhinocéros* aux dépens d'une bélodontie primitive, par le fait de la réunion des cuspides se produisant précocément dans le sens transversal. C'est ainsi que doivent s'expliquer aussi les dents jugales à crêtes transversales si caractéristiques des Tapirs.

Un reste de la bélodontie primitive s'observe d'ailleurs, chez le *Mœriltherium*, considéré comme le type ancestral des Proboscidiens (voir fig. 68). Les prémolaires supérieures du *Mœriltherium*

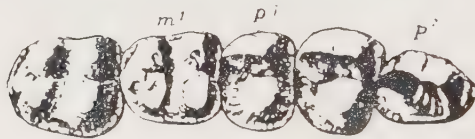


Fig. 68. — *Mœriltherium Lyonsi* Andrews.

Eocène supérieur du Fayum. Dents jugales supérieures droites. (Extrait de Zittel, traduction de A. Smith Woodward, d'après Andrews). G. N. $\times 1/2$.

Andrews sont nettement bélodontes⁽²⁾ à deux rangées longitudinales de tubercules, la moyenne ayant disparu comme chez les Ongulés actuels et l'interne étant réduite à un seul tubercule, alors que les autres dents jugales supérieures et inférieures sont tœchodontes; il semble qu'il faille admettre que le *Mœriltherium* dérive d'un Condylarthre primitif et serait secondairement devenu tœchodonte, sauf en ce qui concerne ses prémolaires supérieures qui auraient gardé le type originel.

Chez le *Palæomastodon* et surtout chez le *Tetrabelodon* la tœchodontie s'affirme. Elle est poussée à l'extrême chez les Éléphants.

Enfin, un autre processus qu'on observe très nettement chez les Proboscidiens et beaucoup de Rongeurs est celui de la multiplication des tubercules qui aboutit à un véritable remaniement. Je ne veux point parler, ici, de la multiplication des crêtes

⁽¹⁾ Egalement les Oryctéropes, ainsi qu'il ressort de l'examen de la figure 67.

⁽²⁾ Il en est de même chez le *Lagostomus trichodactylus*, Brookes : la molaire temporaire est bélodonte alors que la prémolaire qui la remplace et les molaires définitives sont tœchodontes (voir page 91). On pourrait citer d'autres exemples (*Dinothereum*).

transversales, c'est-à-dire des paires de tubercules fondamentaux telle qu'on l'observe au cours de la série des Proboscidiens, en passant d'abord (chez les *Tetrabelodon*) des formes trilophodontes aux formes tétralophodontes et qui se poursuit chez les Stégodontes et chez les Éléphants où ces crêtes transversales atteignent le nombre de 20 et plus au niveau de la dernière molaire de l'*Elephas indicus* L. et de l'*Elephas primigenius* Blum, par exemple. Ce dont je veux parler, c'est de la dissociation, en quelque sorte, des crêtes fondamentales en tubercules secon-



Fig. 69. — Lamelle constitutive correspondant à une crête d'une 3^e molaire inférieure (de lait) d'Éléphant d'Asie (*Elephas indicus* L.), n° 1896-19, avant sa réunion aux lamelles voisines, pour montrer la production secondaire de tubercules accessoires. G. N. $\times 3/4$. Face postérieure.

Cette lamelle est encore trop jeune pour que l'on voit à sa base la division en deux lobes originels.

daires (voir fig. 69) dont il résulte que chaque crête d'une dent d'Éléphant, au lieu de ne compter que deux tubercules, en comporte un très grand nombre. Mais l'origine bicuspidiennne est le plus souvent très visible lorsque la crête déjà bien avancée dans son développement n'est pas encore reliée à sa voisine et les dents, même complètement développées, examinées par l'intérieur de la chambre pulpaire montrent bien aussi, par la division longitudinale des vallées, cette constitution de chaque crête aux dépens de deux tubercules initiaux, l'un interne, l'autre externe (voir fig. 70). Ce processus de développement de tubercules secondaires accessoires atteint son maximum

chez les Éléphants du Quaternaire et de l'époque actuelle ⁽¹⁾. Mais il débute déjà chez le *Tetrabelodon*, et c'est lui qu'exprime cette division que font les paléontologistes des Proboscidiens primitifs en deux séries : la série zygalophodonte à

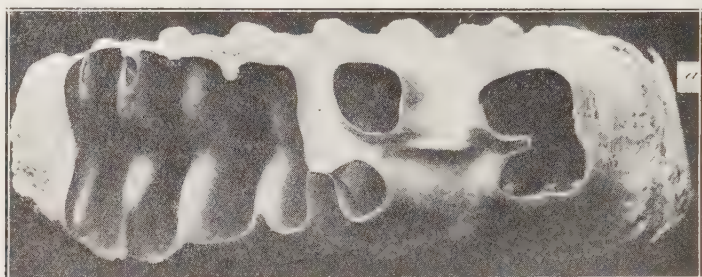


Fig. 70. — *Loxodonta africana* Blum, n° A. 2254.

3^e molaire inférieure en évolution, vue par la face radicaire pour montrer, à l'intérieur de la cavité pulpaire, les traces de la béliodontie originelle à deux rangées de tubercules (sillon longitudinal). G. N. $\times 2/3$.

crêtes simples et la série bunolophodonte à crêtes multituberculaires. Il se développe également chez les Proboscidiens des tubercules secondaires accessoires dans les vallées.

Ce mode de complication s'observe aussi chez les Rongeurs à dents jugales tubulées. Chez l'*Hystrix*, en particulier, les lames dentaires, au lieu de comporter 2 tubercules sur la face trituerante, en comptent un nombre bien supérieur (voir fig. 51 c.). Cette multiplication des tubercules dans le sens transversal est peut-être en rapport avec la grande largeur des dents jugales constatées chez ces animaux ⁽²⁾.

Un autre mode de multiplication est aussi celui qui se produit au niveau du cingulum.

Il semble, par exemple, que la 3^e rangée (la plus interne) de tubercules observée chez les Canidés à la première molaire supérieure relève de ce processus (voir fig. 65). Et il en est peut-être de même, au moins dans quelques cas, chez les INSECTI-

(1) Dans un très grand nombre de figures de S. STEPHANESCU (30 notes sur l'organisation des molaires et sur la phylogénie des Éléphants et des Mastodontes présentées à l'Académie des Sciences, de 1913 à 1924. *Travaux du laboratoire de Paléontologie de l'Université de Bucarest*, 1927), on remarque cette particularité.

(2) Le processus de multiplication est extrêmement général, même chez les Équidés où on en observe un début, et on doit également lui rapporter la forme particulière des incisives denticulées des Galéopithécidés, par exemple.

VORES, où l'on constate souvent la présence de trois rangées longitudinales de tubercules aux dents jugales supérieures. Chez les *Potamogale*, par exemple (voir fig. 71), qui est le plus grand de tous les Insectivores, la rangée interne (ou palatine) de tubercules pourrait bien être une rangée de nouvelle formation; on a nettement l'impression, en regardant cette rangée palatine, qu'elle s'est développée aux dépens du cingulum, et ceci est d'autant plus intéressant que les Insectivores sont généralement considérés comme étant de type archaïque. On est ainsi conduit à penser que les trois rangées de tuber-

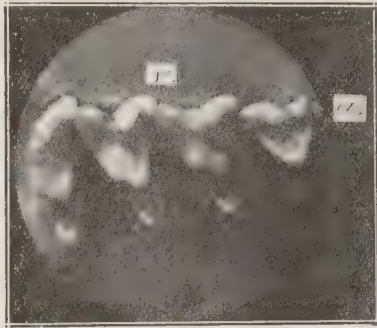


Fig. 71. — *Potamogale velox* du Chaillu, n° A. 12744. G. N. $\times 3$ environ; série des dents jugales supérieures droites.

cules que l'on voit si nettement aux dents jugales supérieures de plusieurs Insectivores ne doivent pas être toujours regardées *a priori* comme d'origine primitive.

Les PRIMATES, enfin, dont il me faut parler en dernier lieu, dérivent vraisemblablement d'un type bélodonte dont les rangées de tubercules se sont réduites à deux à la mâchoire supérieure et qui évoluent les uns dans le sens d'une bélodontie plus accentuée, les autres dans le sens de la tœchodontie; l'Homme réalise un type à peu près franchement bunodonte, caractérisé par l'égalité sensible des vallées transversales et longitudinales et qui se serait secondairement établi.

Ce travail est loin d'être complet; je n'ai point eu l'intention de suivre en détails l'évolution dentaire probable de tous les groupes de Mammifères euthériens, j'ai voulu essayer seulement,

en utilisant une partie des résultats de mes recherches de donner une vue d'ensemble de cette évolution telle au moins qu'elle m'apparaît. Le but principal ici poursuivi a été de poser une méthode en vue de travaux ultérieurs; il serait, par exemple, très désirable que, dans chaque type nettement caractérisé, on poursuivît parallèlement l'étude de l'appareil masticateur et de l'articulation temporo-maxillaire pour essayer de se rendre compte des mouvements des mâchoires; puis, ayant relevé avec soin l'ordre d'apparition des cuspides et leur façon de se réunir, on reprenne, muni de ces renseignements, et en s'appuyant sur ces bases, la recherche des affinités des groupes en les étudiant un à un. On verra alors, je pense, que les caractères dentaires permettent d'établir des réunions, des séparations qu'on entrevoit déjà : que le Daman et l'*Arsinoëtherium*, pour se borner à ces seuls et caractéristiques exemples, classés aujourd'hui, on ne sait pourquoi, à côté des Proboscidiens, rentrent, au contraire, et de la façon la plus naturelle, dans les Ongulés Périssodactyles; les affinités des Rongeurs avec les Proboscidiens deviendront aussi plus nettes et plus visibles.

Ce sont ces études particulières que je compte poursuivre en me basant sur les données générales que j'ai essayé de dégager ici.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES PRIMATES FOSSILES DE L'AMÉRIQUE DU SUD
LA FLORE LITTORALE

Vu et approuvé :

Paris, le 7 novembre 1932.

Le doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur

de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

